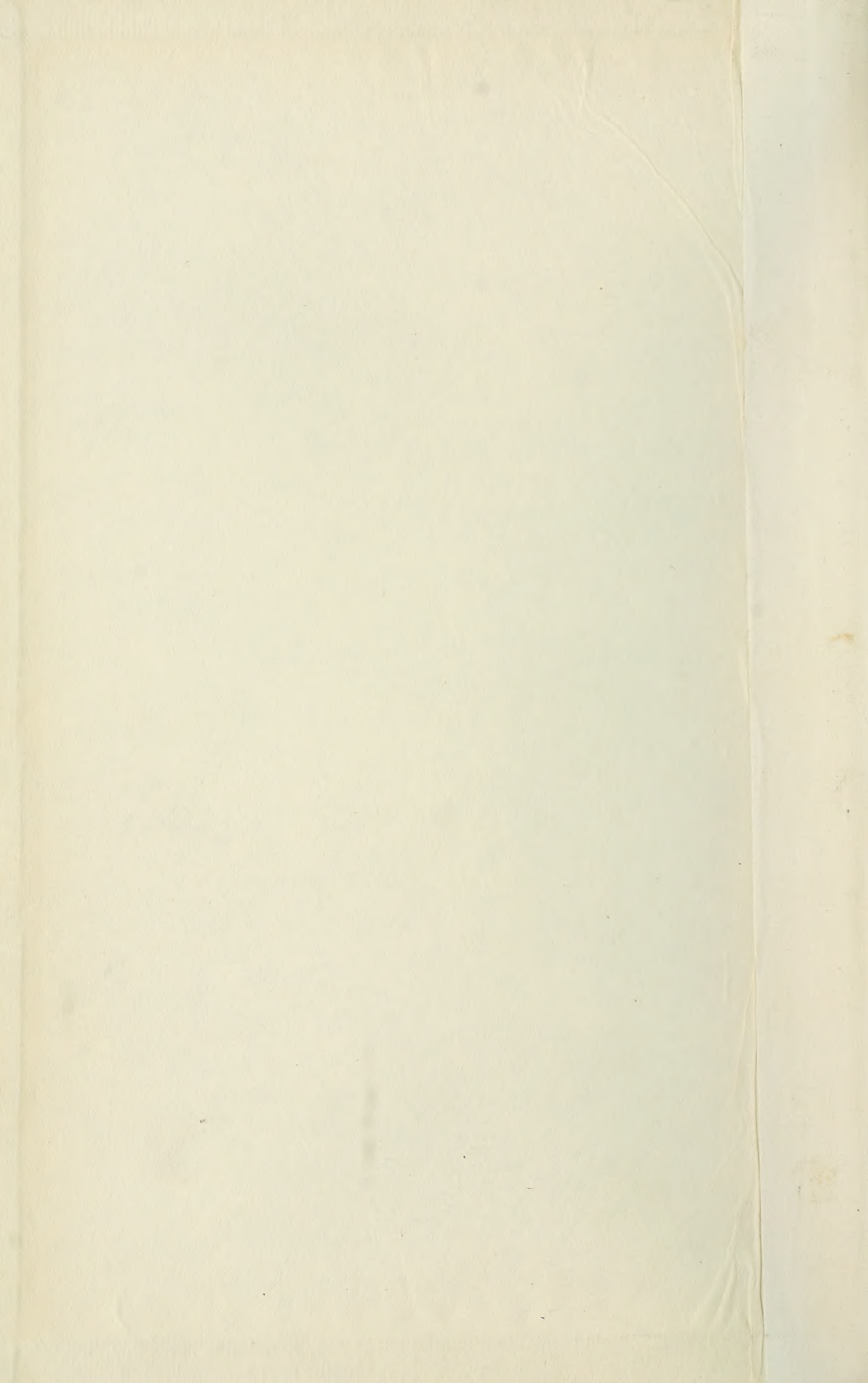




Handbuch der Pflanzenanatomie

I. Abteilung 1. Teil

Georg Tischler

Allgemeine Pflanzenkaryologie

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer
Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und
Vorstand des pflanzenphysiolog. Inst. d. Universität Graz

Allgemeiner Teil: Cytologie (Die Organe der Zelle)

Band II

Allgemeine Pflanzenkaryologie

von

Dr. Georg Tischler
o. ö. Professor der Botanik und Direktor des botan. Instituts und Gartens
an der Universität Kiel

Mit 406 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1921—1922

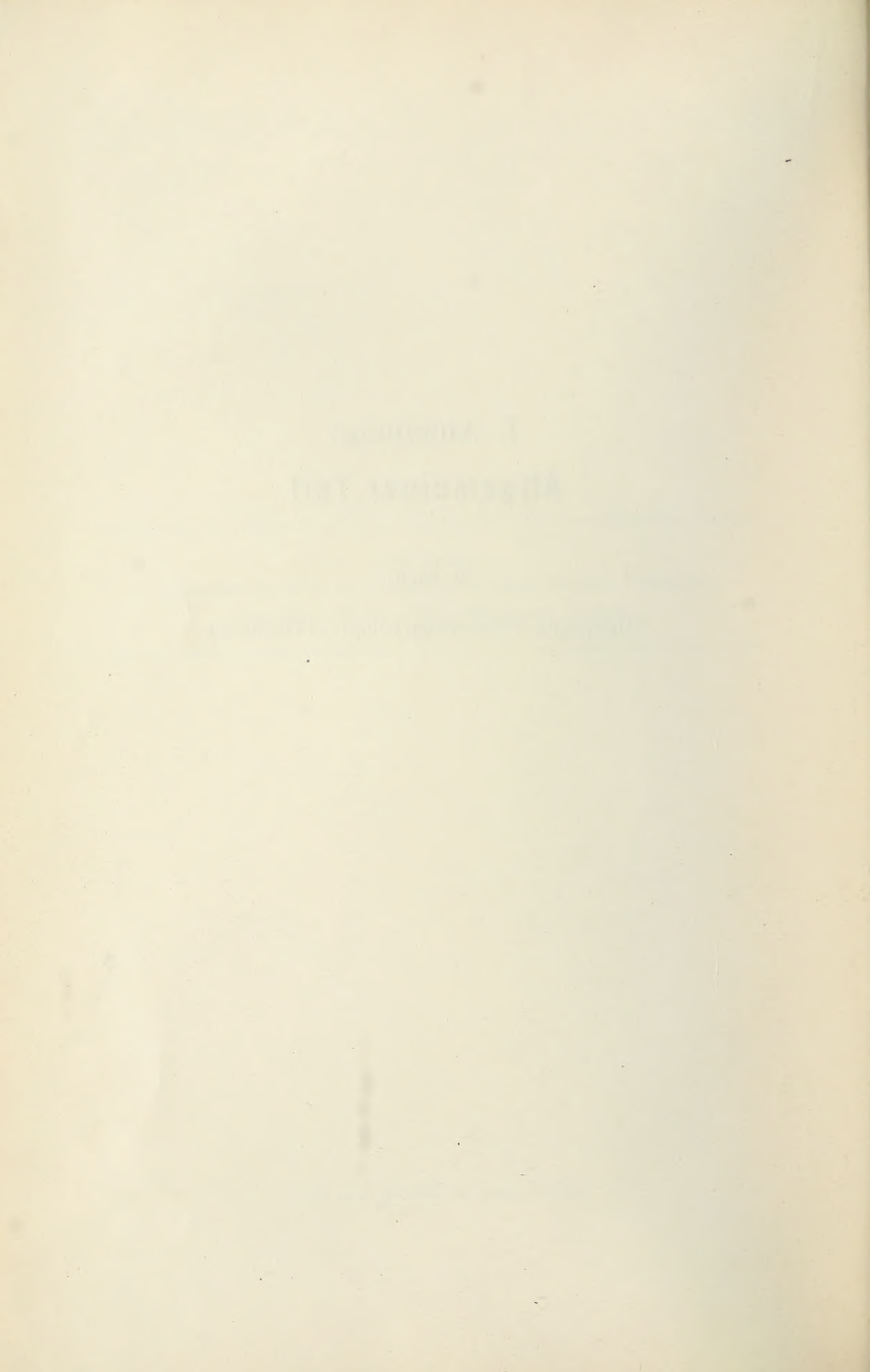
Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

I. Abteilung:

Allgemeiner Teil

II. Band:

Allgemeine Pflanzenkaryologie (TISCHLER)



Meiner lieben Frau

Motto: „Das Leben ist seinem Wesen nach Prozeß und kann daher nicht statisch definiert werden; sondern nur eine prozessualische, also funktionelle Definition kann dem Wesen des Organischen sich nähern.“

Roux 1883

Vorwort

Die Pflanzen-Karyologie hat sich als eine der jüngsten botanischen Disciplinen herausgebildet; man kann sagen, sie datiert erst seit dem Jahre 1875, als STRASBURGER uns zum ersten Mal eine vollständige Beschreibung des Verhaltens der Zellkerne während ihrer Teilung gab. Was man vorher von den Kernen wußte, war recht geringfügig; W. HOFMEISTER behandelte es in seinem 1867 erschienenen Handbuche von der Pflanzenzelle auf wenigen Seiten. Das wurde nun bald anders, und vor allem nach Vervollkommnung der mikroskopischen Technik wurde in kurzer Zeit eine Fülle von interessanten Tatsachen aufgefunden, die uns jetzt recht weit hinein in den Aufbau der „lebendigen Masse" blicken lassen. Freilich befindet sich die Karyologie zurzeit in einem Übergangsstadium. Bis vor kurzem war sie reine Morphologie, und ein Sonderwort für die „Lehre vom Zellkern" erübrigte sich. Es ist auch kein Zufall, daß das, soweit ich sehe, von TROW (1895) geprägte Wort: Karyologie jahrelang nur gelegentlich gebraucht wurde. Bei E. W. OLIVE (1902) und VUILLEMIN (1907) findet es sich z. B. wieder. Und erst in den letzten 10—15 Jahren besann man sich in den Kreisen der Zellforscher mehr darauf, daß es eine unzulässige Beschränkung bedeutet, die reinen, womöglich an „fixiertem" Material beobachteten Strukturen als alleinige Grundlage für eine „Sonderwissenschaft" hinzustellen. Wir müssen aber aus der „Statik" in eine „Kinetik" oder „Dynamik" der Kernbetrachtung hinein, wie es vor allem GURWITSCH (1904, 1908) aufs schärfste forderte. Dazu gehört, daß wir den Anschluß der Kernmorphologie nicht nur mit der Eiweiß-Chemie, sondern vor allem mit der Kolloid-Chemie herzustellen versuchen. Dazu gehört weiter, daß wir die Wirkungen des Kerns aufs lebendige Zellganze mehr als bisher üblich in den Mittelpunkt unserer Erörterungen stellen. Dazu gehört endlich — und dieser Zweig der Kernforschung ist seit MORGANS großartigen Entdeckungen bei *Drosophila* ja in besonders raschem Aufblühen begriffen —, daß wir eine Verknüpfung der Kernmorphologie mit den Resultaten der exakten Erblichkeitsforschung vornehmen. Gerade auf diesen Zweig der Karyologie habe ich seit fast 20 Jahren immer wieder und wieder hingewiesen, auch als ich von seiten der „reinen Experimentatoren" noch nicht auf allzu viele Gegenliebe stieß.

Wir haben seit lange in GOEBEL den Vorkämpfer für eine moderne Organographie, wobei äußere Form und Funktion, und in HABERLANDT den Vorkämpfer für moderne Anatomie, wobei innere Form und Funktion in Beziehung gesetzt werden. Es wird Zeit, daß wir auch mit der Betrachtung der Zelle und speziell mit der des Kerns in der gleichen Richtung hin Ernst machen, und die uns speziell von HABERLANDT hier schon gegebenen Richtlinien weiter ausbauen. Das erscheint nicht selbstverständlich. Ein so kenntnisreicher Autor wie M. HEIDENHAIN

lehnte z. B. noch vor gar nicht langer Zeit (1907) hier eine Bezugnahme von der Form auf die Funktion ziemlich unverblümt ab. A. MEYER vertritt in seinem in Erscheinen begriffenen Buch die gleichen Gesichtspunkte für die Gesamtzelle, wie wir sie programmatisch fordern. Der erste Band seines Buches erschien 1920, als ich den größten Teil meiner Arbeit bereits hinter mir hatte, und ich möchte meiner besonderen Freude darüber Ausdruck geben, daß ich, ohne es zu wissen, mit dem von mir hochverehrten Marburger Autor, tatsächlich in der gleichen Richtung arbeitete. Freilich hat MEYER den Teil, in dem die Karyologie abgehandelt ist, bisher noch nicht erscheinen lassen.

Scharf habe ich mich bei Abfassung meines Bandes bemüht, tatsächlich beobachtetes und hypothetisches jedes Mal zu trennen. Gerade in der Karyologie hatte vielfach die Spekulation überhand genommen. Und da galt es vorsichtig zu sein und den festen Boden nirgends unter den Füßen zu verlieren. Dabei mußten auch manche Lieblings-Vorstellungen meines alten Lehrers STRASBURGER geopfert werden, die s. Zt. als Arbeits-Hypothesen fruchtbringend genug gewesen sind, die aber meines Erachtens nun ihre Pflicht getan haben und nur noch historisches Interesse besitzen. Leider werden wir sehen, daß wir bei besonders hypothesenumsponnenen Fragen, wie z. B. der Frage des „Chromosomen“-Verhaltens während der Kernteilung, zurzeit überhaupt noch nichts Abgeschlossenes geben können. Aber wo haben wir schließlich in einer lebendigen Wissenschaft einen Abschluß!

Ein Hinweis auf die für die Geschichte unserer Wissenschaft wichtigsten Hypothesen wird sich überall vorfinden. Und wo ich neue versuche, da bin ich mir der Relativität meiner Vorstellungen durchaus bewußt. Im Grunde war ja auch unser Altmeister STRASBURGER ein von der Unzulänglichkeit unseres wirklichen karyologischen Wissens nur allzu überzeugter Forscher. Man hat ihm sogar manches Mal den Vorwurf gemacht, zu schnell gebe er das Alte auf und freunde sich mit dem Neuen an. Aber wir wollen ihm solche Denkweise hoch anrechnen und uns an die von ihm gebrauchten Kantischen Worte erinnern, die er einmal bei dem Lossagen von einer jahrelang verteidigten Lieblings-Vorstellung aussprach (1904c): „Wo ich etwas antreffe, das mich belehrt, da eigne ich es mir zu. Das Urteil desjenigen, der meine Gründe widerlegt, ist mein Urteil, nachdem ich es vorerst gegen die Schale der Selbstliebe und nachher in derselben gegen meine vermeintlichen Gründe abgewogen und in ihm einen größeren Gehalt gefunden habe.“

Schwierig war es, eine Grenze zu ziehen, bis zu der die Einzeldaten aufgenommen werden sollten. Von vornherein mußte es ausgeschlossen erscheinen, jede Notiz, die irgendwo über den Zellkern irgend einer Species publiziert war und die uns womöglich Altbekanntes immer wieder neu auffrischte, zu registrieren oder gar jede Arbeit, die die Gametophyten der höheren Pflanzen behandelte, ja auch nur jede „Vorläufige Mitteilung“ von karyologisch Wichtigem, aufzuführen. Trotzdem habe ich nach Möglichkeit selbst Detailangaben berücksichtigt, und mancher der Benutzer des Handbuchs wird vielleicht finden, ich hätte etwas weniger an Beispielen bringen können. Die Hauptsache war mir aber immer, „die große Linie“ nicht aus den Augen zu verlieren, die Probleme herauszuarbeiten, die bisher von der Forschung diskutiert wurden, und nach Möglichkeit die Aufgaben zu präcisieren, die ihrer in der nächsten Zeit warten. Die historische Entwicklung der Einzel-

probleme habe ich meist nur kurz behandelt, stets aber mir Mühe gegeben, der ersten Autoren zu gedenken, die einen neuen Gedanken oder auch nur einen neuen Terminus in die Diskussion warfen. In der Art und Weise, wie ich hier die Darstellung gebe, wird der Kundige immer auch die subjektive Note ausgedrückt finden, die man von einem Handbuch erwarten muß, das nicht lediglich eine Kompilation sein will. Eine ganze Reihe von Einzeldaten findet man allenthalben eingestreut, die bisher noch nicht publiziert wurden. Um sie schärfer hervortreten zu lassen, habe ich jedesmal „TISCHLER 1921“ dazugesetzt.

Schwieriger fast noch als die Frage, wie weit Einzelheiten zu bringen waren, von denen ja gerade die karyologischen Arbeiten so vieles zu geben pflegen, war die Abgrenzung nach den Nachbardisciplinen. So wünschenswert es gewesen wäre, die Zoologie auch nur in dem Umfange, wie A. MEYER (1920) und SHARP (1921) das in ihren Büchern tun, heranzuziehen, so unmöglich war es, ohne aus dem Rahmen herauszufallen, den der Herausgeber vorgeschrieben hatte. Denn man vergesse nicht, unser Handbuch betitelt sich „Handbuch der Pflanzen-Anatomie“. Darum habe ich indes doch recht weitgehend zoologische Publikationen benutzt und zitiert. Denn die Trennung wäre eben doch vielfach eine künstliche gewesen, wenn ich ein auch für die Botanik wichtiges Problem ganz ohne die Berücksichtigung der zoologischen Erfahrungen dargestellt hätte. Neben den prinzipiell wichtigen zoologischen Publikationen, insbesondere aus den ersten Zeiten der Karyologie, habe ich mich denn auch öfters an gute Zusammenstellungen wie an die von E. WILSON (1900), GURWITSCH (1904), HEIDENHAIN (1907, 1911), BRÜEL (1915) usw. gehalten. Im ganzen habe ich immerhin 210 rein zoologische Arbeiten im Text erwähnt.

Noch mehr Reserve mußte ich mir in der Berücksichtigung rein chemischer Publikationen auferlegen. ZACHARIAS (1909), KOSSEL (1911), CZAPEK (1913, 1920), A. v. TSCHERMAK (1916), BECHHOLD (1919) usw. waren hier die Führer zu dem mir prinzipiell Wichtigen. Auch hier indes wird der Leser außerdem zahlreiche Einzelheiten eingehend erwähnt finden.

Reine Präparations-Vorschriften, Methodik und ähnliche Fragen wurden im allgemeinen ausgeschlossen. Dafür besitzen wir ja zahlreiche zusammenfassende Bücher.

Als Herr Kollege LINSBAUER mich im Herbst 1918 zu einer Bearbeitung der Karyologie aufforderte, da war ich mir darüber klar, daß es mir unmöglich war, ein Buch zu schreiben, wie es mir seit Jahren vorgeschwebt hatte, nämlich ein Buch, für das zahlreiche Nachuntersuchungen kritischer Punkte hätten stattfinden sollen, denn die Zeit war dafür viel zu kurz. Auch so habe ich volle $3^3/_4$ Jahre an der Abfassung dieses Bandes gearbeitet und meine ganze Arbeitszeit dazu verwendet, die mir nach Abhaltung meiner Vorlesungen und Übungen an der Hochschule in Hohenheim blieb, an der ich während dieser Jahre weilte. Es kam mir immerhin die Tatsache zugute, daß ich mich von meinem Eintritt in STRASBURGERS Laboratorium an, also seit Ostern 1898, dauernd mit karyologischen Problemen beschäftigt hatte, und somit genau die Hälfte der Zeit, seit der eine botanische Karyologie besteht, lernend, lehrend und forschend in unserer Disciplin tätig gewesen war. Es war natürlich, daß ich im Laufe der Jahre zu sehr vielen der botanisch-karyologischen Probleme gezwungen war, Stellung zu nehmen, auch wo ich eine Begründung dafür nachher nicht publizierte.

Nur auf dem Gebiete der Protistenkaryologie fühle ich mich nicht kompetent, da ich hier nie selbst gearbeitet habe. Hier mußten mir so bewährte Forscher wie DOFLEIN und M. HARTMANN sowie ihre Schüler zur Seite stehen, für die Schizophyten speziell A. MEYER, GUILLIERMOND usw. Gerade hier habe ich mich auch stets bemüht, bei noch offenen Fragen möglichst wenig mich auf eine bestimmte Antwort im voraus festzulegen. Was die „Grenze" endlich anlangt, bis zu der ich bei den Protisten zu gehen hatte, so habe ich nach Möglichkeit die gefärbten Flagellaten noch mitbehandelt, die ungefärbten dagegen ebenso wie die Amöben nicht mehr. Daß ich mit den Myxomyceten im weitesten Sinne eine Ausnahme machte, wird für jeden Botaniker selbstverständlich sein.

Ein großer Abschnitt meines Bandes, nämlich Kap. 9: „Die Bedeutung der Chromosomen für Stammes- und Erblichkeitsforschung" wurde unter anderem Titel schon 1915 b im Progressus rei botanicae publiziert. Bei der sehr regen literarischen Tätigkeit gerade hier ist aber meine vor 7 Jahren gegebene Darstellung längst durchaus veraltet und bedurfte einer völligen Umarbeitung. Nur an ganz wenigen Stellen konnte ich die früheren Sätze einfach übernehmen. Überall habe ich mich auch bemüht, das riesige Material straffer zu disponieren, eingedenk der Worte von DRIESCH (1909 b): „Die logische Anordnung des Materials eines Wissensgebietes ist eine sehr ernste und wichtige Angelegenheit, sie ist zum mindesten ebenso wichtig wie die Ermittelung neuer Einzeltatsachen, es seien denn solche von ganz grundlegender Bedeutung. Denn diese Anordnung ist in gewissem Grade die „Wissenschaft" selbst." Die Sätze gelten selbstverständlich für das ganze Buch, aber doch in erster Linie für die Kapitel, in denen ein neuer Zweig unserer Wissenschaft gewissermaßen erst gesteckt wird.

Dankbar habe ich zahlreicher Arbeiten zu gedenken, in denen schon vor meinem Buche die pflanzliche Karyologie im Zusammenhange behandelt wurde. Vor allem zwei Autoren haben da ein ganz besonderes Verdienst; einmal nämlich A. ZIMMERMANN, der 1896 zum ersten Male die Anfänge unserer Disciplin lehrbuchmäßig ordnete, und Altmeister STRASBURGER selbst, der 1906 in seiner historischen Übersicht über die Entwicklung der Zellenlehre uns die wichtigsten Etappen auf dem Wege der karyologischen Erkenntnisse schilderte. In diesem letzten Aufsatz ist so recht das allmähliche Werden, das Suchen und Tasten nach dem rechten Wege zum Ausdruck gekommen. Demgegenüber erwuchs mir die Aufgabe, das historische Moment erst in zweiter Linie zu betonen. Wenn dabei manche älteren bahnbrechenden Arbeiten etwas zu kurz gekommen sind, so bitte ich das nicht als Mangel an Pietät aufzufassen. Und das Hervorheben gerade der neuen und neuesten Literatur soll durchaus nicht den Eindruck erwecken, als ob ich diese nun so viel höher, als die ältere, ich möchte fast sagen: Pionier-Literatur, bewerte.

Von sonstigen zusammenfassenden Arbeiten, die mir bei meiner Bearbeitung nützlich waren, nenne ich hier noch die von KÖRNICKE (1903), DAVIS (1904/05), GRÉGOIRE (1905, 1910), NĚMEC (1910 a), LUNDEGÅRDH (1912 a, 1913 a), v. NEUENSTEIN (1914), sowie aus dem Progressus rei botanicae die von KÜSTER (1908), H. WINKLER (1908 a), PAVILLARD (1910), MAIRE (1911), GUILLIERMOND (1913) und BONNET (1914). Dazu kommt auch das Lehrbuch der Cytologie von SHARP (1921), das ich wenigstens noch bei der Korrektur berücksichtigen konnte. Ich habe

im Texte zuweilen auf diese Résumés Bezug genommen und nicht jedesmal die dort zusammengebrachte Literatur aufs neue citiert. Ich glaubte das im Interesse der größeren Übersichtlichkeit und leichteren Benützbarkeit des Buches tun zu sollen.

Außer diesen literarischen Unterstützungen erfreute ich mich aber auch mündlicher Anregungen, in erster Linie seitens meines lieben Kollegen und Freundes H. E. ZIEGLER, mit dem ich eine große Menge der in dem Buche behandelten Gedanken durchgesprochen habe. Ich werde dieser anregenden Stunden in Hohenheim oder Stuttgart stets dankbar gedenken. Auch erhielt ich durch ihn aus seiner umfangreichen Separatensammlung einen großen Teil von mir sonst sehr schwer zugänglichen zoologischen Arbeiten zur Einsicht. Überhaupt hätte ich ohne die sehr große Bereitwilligkeit meiner Herren Kollegen, mit der sie mir ihre eigenen Separaten oder die ihrer Institute zur Verfügung stellten, kaum in der oben angegebenen Zeit meine Aufgabe lösen können. Ich habe hier folgenden Herren zu danken: BAUR- und CORRENS-Berlin, DENSHAM-Didsbury, DIELS- und ENGLER-Berlin, A. ERNST-Zürich, E. FISCHER-Bern, FITTING-Bonn, GATES-London, GOLDSCHMIDT-Berlin, HERBST- und JOST-Heidelberg, KNIEP-Würzburg. LEHMANN-Tübingen, OLTMANNS-Freiburg, SENN-Basel, STOMPS-Amsterdam, DE VRIES-Lunteren, WINGE-Kopenhagen, H. WINKLER-Hamburg.

Zusammen mit meinen eigenen Separaten sowie den Hilfsmitteln meines Hohenheimer Instituts hätte ich aber auch dann noch nicht entfernt alle einschlägigen Arbeiten zusammenbekommen, wenn ich nicht die Unterstützung zahlreicher großer Bibliotheken gefunden hätte. So habe ich oft auf der Landes-Bibliothek und der Bibliothek des Vereins für vaterländische Naturkunde in Stuttgart gearbeitet, während des Jahres 1920 auch mehrere Wochen im Frühjahr und Herbst und kurze Zeit im März 1922 auf der Universitäts-Bibliothek zu Heidelberg, ferner kürzere Zeit im September 1920 und Februar 1922 auf der Bibliothek der technischen Hochschule zu Braunschweig, weiterhin im September 1920, im August 1921 und im Februar 1922 auf der des Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem, endlich im August 1921 und im Februar 1922 noch auf der des Kaiser-Wilhelm-Instituts zu Berlin-Dahlem. Den Vorständen der genannten Bibliotheken möchte ich auch hier für die zahlreichen Freundlichkeiten, die sie mir erwiesen, meinen Dank aussprechen.

Ferner erhielt ich von verschiedenen Bibliotheken Bücher nach Hohenheim gesandt; es waren das die Staats-Bibliotheken in Berlin und München, sowie die Hochschul- resp. Universitäts-Bibliotheken zu Braunschweig, Erlangen, Frankfurt (Senckenberg), Gießen, Göttingen, Hamburg (Stadt-Bibliothek), Heidelberg, Jena, Leipzig, Tübingen und Zürich. Auf besondere Bitte erhielt ich schließlich gelegentlich eine Publikation seitens des betr. Autors.

So ist es mir möglich geworden, eine ziemlich vollständige Durchsicht der gesamten einschlägigen Literatur vorzunehmen. In dem Literaturverzeichnis am Schluß des Bandes findet man denn auch 3416 Arbeiten citiert. Ich habe sie fast alle in der Hand gehabt, nur bei etwa 50 der citierten Publikationen mußte ich mich mit eingehenden Referaten behelfen. Eine kleine Anzahl von Arbeiten, 24 im ganzen, also ungefähr 0,7 % der Gesamtzahl, habe ich weder im Original noch in gutem Referat erlangen können; ferner war mir von vier tschechisch geschriebenen der Inhalt nicht zugänglich. Ich führe sämtliche getrennt

in einer Liste auf. Außerdem habe ich noch mehrere hundert Arbeiten für mein Buch durchgesehen, die zu citieren ich keine Veranlassung fand. Man kann aus dieser Gesamtzahl von Publikationen so recht das Anwachsen unserer Wissenschaft seit dem Erscheinen von A. ZIMMERMANNS Buch ersehen. Denn dieser brachte nur 587 Arbeiten in seinem Literatur-Verzeichnis, von denen ich jetzt sogar nur noch 360 zu berücksichtigen brauchte. Zahlreiche zoologische und chemische Arbeiten sah ich mich nicht mehr veranlaßt aufzunehmen. Gegen diese 360 Publikationen aus der Zeit vor 1896 hat sich also die Zahl jetzt auf fast das Zehnfache gesteigert.

Vollständigkeit wurde nur bis zum 1. Januar 1921 erstrebt; was ich von den nach dieser Zeit erschienenen Arbeiten erhielt, habe ich selbstverständlich noch in meine Darstellung verwoben. Nur ließ es sich nicht vermeiden, daß manche der neuesten oder älteren von mir erst später erhaltenen Arbeiten zwar noch in späteren Kapiteln meines Buches, aber nicht mehr in den früheren citiert sind, weil inzwischen der Druck des Buches schon zu weit vorgeschritten war. Dieser begann bereits im April 1921. Die Arbeiten, die hier in Betracht kommen, sind in „Nachträglichen Zusätzen“ besonders aufgeführt, und ich bitte die Einfügung an den dort bezeichneten Seiten vorzunehmen. Damit suchte ich das Buch einheitlich auf den Stand unseres Wissens zur Zeit der Fertigstellung des Druckes zu bringen.

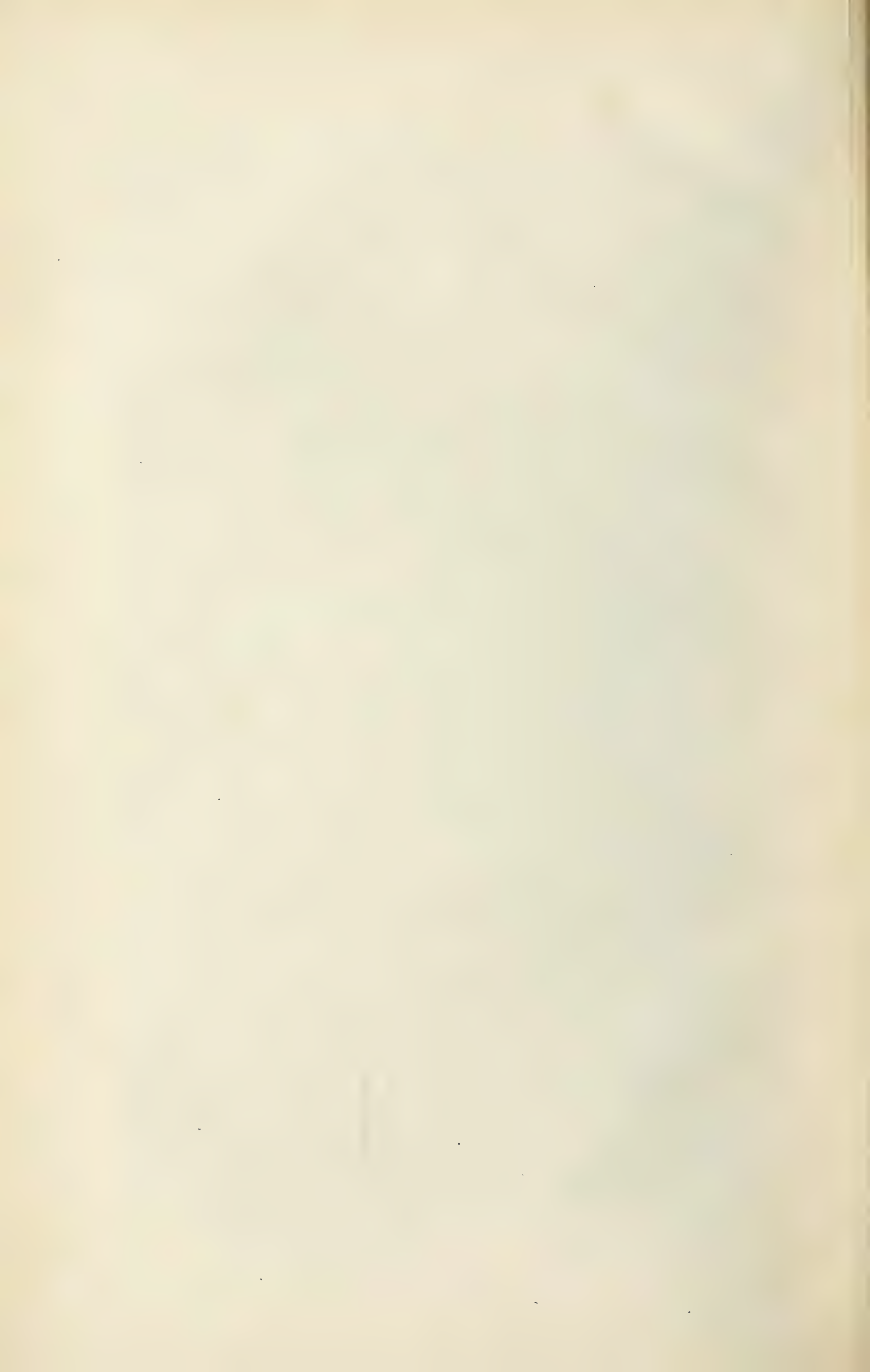
Die Abbildungen geben (mit Ausnahme von einigen schematischen in Kap. 9) durchweg solche wieder, die bereits publiziert sind. Es war der ausdrückliche Wunsch des Herausgebers des Gesamt-Handbuches nach Möglichkeit von Originalen abzusehen, und ich halte diesen Wunsch für durchaus berechtigt. Meine Assistentin Frl. Dr. HUBERTA BRONSART v. SCHELLENDORF hat den größten Teil der Figuren aus den Originalarbeiten abgezeichnet, einen kleineren Teil verdanke ich auch meinem früheren Assistenten Dr. HERMANN LOSCH. Ich möchte beiden für ihre vorzügliche Arbeit aufs herzlichste danken, der ersteren noch für ihre Hülfe bei Abfassung das Sachregisters, das freilich in der Hauptsache von mir selbst angefertigt wurde, sowie des Familienregisters, das ich ihr ganz allein verdanke. Alle unsere Bemühungen hätten aber dem Buch nichts genützt, wenn nicht mein Verleger, Herr Dr. THOST, mit geradezu bewundernswerter Liberalität mir auch nicht die geringste Beschränkung in der Ausschmückung des Bandes mit Figuren oder in dem Umfang des Textes auferlegt hätte. Ihm, wie Herrn Kollegen LINSBAUER als Herausgeber des Gesamt-Handbuches, der auch für die Herstellung des Autoren-Registers Sorge trug, sei für die verständnisvolle Beurteilung meiner Arbeit warm gedankt.

Nach all dem Dank kommt eine Bitte, und die richtet sich an sämtliche Fachgenossen, welche mein Buch benutzen. Ich weiß selbst am besten, daß viele Mängel vorhanden sind und daß „auf den ersten Entwurf“ hin der Bau der „Karyologie“ noch nicht so aufgeführt ist, wie er hätte sein können. Sollte dem Buche aber eine zweite Auflage beschieden sein, so kann die Mitarbeit meiner Fachgenossen viel dazu beitragen, daß diese besser wird als die erste. Meine Bitte geht also dahin, daß man mich auf Unvollkommenheiten meines Buches in Rezensionen oder auch in Zuschriften nach Möglichkeit aufmerksam machen möge.

z. Z. Losgehnen (Ostpreußen), 20. August 1922

G. Tischler.

Inhalts-Verzeichnis



1. Allgemeines über den Ruhekern und seine äußere Morphologie

Inhalt: Historisches über das Vorkommen eines Zellkerns. Seine allgemeine Verbreitung. Der Kern vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus betrachtet. Die kugelige Form der Kerne. Aktive oder passive Bedingtheit der Abweichungen von der Kugelform. Zwangsformen. Kernfortsätze. Schlangenförmige Kerne. Fadenkerne. Kometenkerne. Ringkerne. Blasenkerne. Männliche Geschlechtskerne speziell in den Spermatozoiden. Amöboide Kernveränderungen in „lebhaft funktionierenden Zellen" (Gallen, Mykorrhiza, Tapetenzellen, Embryosuspensor, Antipoden, Embryosackhaustorien, Exkretzellen, ferner in Eizellen, Pollenschläuchen, Staubfadenhaaren usw.). Einfluß der Temperatur auf die Amöboidie des Kerns. — Beispiele für verschiedene Kerngrößen aus allen Pflanzenklassen, am ausführlichsten bei den Monokotylen, die zugleich ein Beispiel für deren systematische Verwertbarkeit bilden. Exaktheit der Kernmessungen. Besprechung der hierbei auftretenden Fehlerquellen. Allgemeine Erwägungen über Kernform und phylogenetische Höhe der Pflanze. Ontogenetische Veränderungen der Kerngröße. Beeinflussung durch Innenfaktoren, desgl. durch Außenfaktoren (Medium, Licht, Temperatur).

Als gesondertes Gebilde in der Pflanzenzelle wurde der Zellkern schon von LEEUWENHOOK im 17., von FONTANA im 18. Jahrhundert gesehen (s. SCHLATER 1899, S. 671). Eine ausführliche Beschreibung gab aber für den Kern zum ersten Mal MEYEN (1827, 1828[1]) und zwar für den der Algengattung *Spirogyra*. Hier hören wir: „das Organ ist fast durchsichtig und ungefärbt, eine große Menge von äußerst feinen und sich verästelnden Fasern verlaufen von verschiedenen Punkten" seiner Außenseite „meistens büschelförmig nach der inneren Fläche des Utriculus (scil. der Zelle), woselbst sie sich abermals ansetzen". Auch fand er schon, daß diese Fasern dem Kern eine Zwangsform aufprägen, denn bei Abtöten durch Alkohol oder heißes Wasser nehmen die Kerne im Augenblick des Todes eine kugelige statt der länglichen Form an.

Trotzdem pflegt man MEYEN nicht als den Entdecker des Zellkerns zu bezeichnen, denn er hatte weder die allgemeine Bedeutung des von ihm entdeckten Gebildes erkannt, noch auch das Schicksal des Kerns auch nur annähernd richtig erfaßt. Sollte er doch nach dem Tode der Zelle frei werden und sich zu einem Infusor entwickeln können.

Völlig frei von solchen Phantasmen war aber R. BROWN (1831). Und ihm gibt man denn auch allgemein die Ehre, den Zellkern entdeckt zu haben. Er beschreibt ihn gleich für eine ganze Reihe von pflanzlichen Geweben (Epidermiszellen und Parenchym zahlreicher Orchideen, Liliaceen und Iridaceen, Staubfadenhaare von *Tradescantia* usw.) und er gab ihm auch den heute noch gebräuchlichen Namen „Nucleus"; daneben benannte er ihn mit der heute schon vergessenen Bezeichnung „Areola".

[1]) Vgl. auch MARQUETTE (1911).

Es ist seltsam, daß MEYEN (1837, S. 207ff.) trotz seiner späteren guten Beobachtungen über Beschaffenheit, Vorkommen und Zahl der Kerne in den Pflanzenzellen die richtige Deutung BROWNS nicht annehmen wollte, vielmehr die Nuclei nur für eine Art von Reservesubstanz hielt. Sie sollten aus „kondensiertem Schleim und Pflanzenleim" bestehen. Ein Jahr darauf wurde der Kern dann durch SCHLEIDEN (1838) in den Mittelpunkt des Interesses gerückt, weil der „Cytoblast", wie dieser Forscher den Kern zu nennen vorschlug, ihm mit der Zellteilung in Verbindung zu stehen schien. Der Gedanke sollte sich als richtig erweisen; die Form freilich, wie SCHLEIDEN die Beteiligung annahm, erwies sich als gröblicher Irrtum, sollte sich doch nach ihm periodisch der Kern völlig auflösen und wieder neubilden. In alternden Samen, d. h. also im Endosperm resp. den Cotyledonen, von *Chamaedorea*, *Phormium*, *Colchicum*, *Pimelea* und vielen Leguminosen meinte SCHLEIDEN (1838, 1845, 1849) zu beobachten, wie bei der Neubildung der Kerne zuerst gewisse Körperchen, die „Nucleolen", vorhanden seien, um die sich dann kleinere Körnchen ansammelten. Diese sollten darauf mehr oder weniger zusammenfließen und so eine dickere oder dünnere „Scheibe" bilden. Aus der Vereinigung mehrerer solcher Scheiben sollte endlich der junge Kern hervorgehen. (Vgl. auch die weitere Geschichte der Würdigung des Zellkerns bei SCHACHT 1856, S. 50ff.)

Noch HOFMEISTER (1867, S. 77ff.) hat bis an sein Lebensende ein zeitweiliges totales Verschwinden des Kerns für möglich gehalten, trotzdem doch schon REMAK (1852) für zoologische Objekte gelehrt hatte, daß ein neuer Kern nur aus einem anderen durch Teilung hervorgehen könne.

Erst STRASBURGER (vgl. Kap. 5) verdanken wir die richtige Darstellung für pflanzliche Zellen. Trotzdem gibt es selbst noch Autoren aus neuester Zeit, die wenigstens für gewisse niedere Organismen an eine Entstehung typischer Kerne de novo aus dem Cytoplasma glauben (RŮŽICKA 1906a, S. 322, 1906b, S. 633), freilich dürften wohl nicht viele Forscher den diesbezüglichen Beobachtungen Glauben schenken.

Wir wissen vielmehr, daß NÄGELIS (1844) Ahnung richtig war und daß in allen lebenden Pflanzenzellen (höchstens mit Ausnahme der bei den Schizophyten vgl. Kap. 11) stets echte als morphologische „Individuen" zu bezeichnende distinkte Kerne vorhanden sind. Bei den höheren Pflanzen war die Erkenntnis relativ leicht und die Kerne konnten sehr oft schon im Leben mit aller Deutlichkeit gesehen werden. Desto schwieriger war der Kernnachweis für gewisse Algen und Pilze. Vor allem MAUPAS (1879a u. b), dann aber namentlich SCHMITZ (1879a b c, 1880a b) wiesen mit einer verbesserten Fixierungs- und Färbungstechnik das allgemeine Vorkommen der Zellkerne hauptsächlich bei ersteren nach. Und das ist um so mehr zu betonen, als noch vor kurzem ein Forscher vom Range STRASBURGERS (1875) die Existenz von Kernen bei Cladophora, Siphoneen, Saprolegniaceen usw. geleugnet hatte. Ja noch 1880 meinte der gleiche Autor (STRASBURGER 1880a, S. 373), daß z. B. selbst in den Spermatozoiden der Farne der Kern in zahlreiche kleine Körnchen zerfalle und dann nicht mehr nachweisbar wäre. In den nächsten Jahren setzte sich darauf die SCHMITZsche Lehre ganz allgemein auch für die Pilze durch, und nur als Curiosum mag angeführt sein, daß selbst noch HOLTERMANN (1898, S. 17) die Meinung aussprach, daß das, was bis da-

hin als Zellkern bei den Pilzen angesehen sei, teils Vakuolen, teils Plasmaansammlungen, teils Plasmagranulationen bedeute.

Am sprödesten erwiesen sich für den Nachweis der Kerne — abgesehen von den Schizophyten (s. Kap. 11) — die Saccharomyceten (vgl. namentlich die Zusammenstellungen bei KOHL 1908, S. 8ff. und ZIKES 1912, S. 523—526). Nachgewiesen war der Nucleus zwar hier bereits von NÄGELI (1844, S. 45) und SCHLEIDEN (1849, S. 207) sowie nach diesen Pionieren der Zellenlehre von vielen anderen Forschern (SCHMITZ 1897b, E. CHR. HANSEN 1881, STRASBURGER 1884e, S. 158, ZALEWSKI 1885, ZACHARIAS 1887a, ZIMMERMANN 1887, S. 26, 1893/94, S. 420, MÖLLER 1892, 1893, DANGEARD 1892c, JANSSENS 1893, 1903, BEIJERINCK 1894, BUSCALIONI 1896, M. BOUIN 1897, BUSCALIONI und CASAGRANDI 1898, JANSSENS und LEBLANC 1898, HOFFMEISTER 1900) um nur die älteren zu nennen, aber daneben waren doch immer wieder Angaben aufgetaucht, daß das irrtümlich sei und daß den Hefepilzen die echten Kerne fehlten (KRASSER 1885, 1893, RAUM[1]) 1891, MACALLUM 1896, 1899, EISENSCHITZ 1895a und b). HENNEBERG (1915, S. 10) hat die Gründe zusammengestellt, warum gerade bei den Saccharomyceten die Kerntinktion so besonders schwierig sein kann. Vor allem vermag die Menge des vorhandenen extranuclearen Eiweiß den Nachweis des Kerns hier sehr zu erschweren. Hauptsächlich wissen wir erst durch GUILLIERMONDS (1902, 1903b usw.) Arbeiten mit der Morphologie des Kerns bei den Hefen gut Bescheid.

Wenn wir im folgenden zunächst den Ruhekern betrachten, so meinen wir damit nur, dem allgemeinen Sprachgebrauch folgend (s. a. ZIMMERMANN 1896, S. 33), einen nicht in Teilung begriffenen Kern. Daß der lebende Kern dabei wirklich — physikalisch-chemisch betrachtet — in Ruhe wäre, soll selbstverständlich nicht behauptet werden.

Bei einem Versuche, den Nucleus resp. seine „lebende Substanz": das „Karyoplasma" (FLEMMING 1882) colloid-chemisch zu verstehen, werden wir wenigstens uns bemühen müssen, seine feinere Struktur mit dem Ultramikroskop zu eruieren. Leider sind die Resultate vorläufig noch nicht sehr zufriedenstellend. GAIDUKOV (1906a und b, 1910) bemerkte, daß sich die Kernsubstanz bei *Tradescantia* aus einzelnen Ultramikronen zusammensetze, welche im Leben in ständiger Bewegung wären[2]). Ganz ähnliches sah er im Cytoplasma, nur befand sich hier die disperse Substanz in viel geringerer Menge als im Kern, so daß dieser kompakter wirkte. Die Grenzen zwischen Karyo- und Cytoplasma erschienen GAIDUKOV dabei nicht als absolut scharfe, er meinte vielmehr einen deutlichen Austausch von Einzelteilchen an der Grenzfläche wahrzunehmen[3]). Bei der weiterhin noch untersuchten *Spirogyra* war der Kern zwar selten zu sehen, da er von Cytoplasma überlagert war. Aber im Falle des Sichtbarwerdens zeigte er das gleiche „amöboide" Aussehen wie bei der erstgenannten Pflanze. Die Beobachtungen GAIDUKOVS sind angezweifelt worden, wenigstens will DELLA VALLE (1913, S. 13) den Kern für „optisch leer" erklären, also nicht besondere Ultramikronen für erkennbar halten (s. a. LEPESCHKIN 1913, S. 181). PRICE (1914) bestätigte wenigstens die unscharfe Abgrenzung von Kern und Plasmasubstanz.

Denkbar wäre es, daß die Differenzen im einzelnen im Sinne der Ausführungen von WOLSKI (1920, S. 159) aufgeklärt werden. Denn dieser Forscher führt aus, daß die „optische Leere" von den Prüfungsmethoden abhängt, die man anwendet. Um nur einen Grund hierfür anzuführen, kann bereits die Intensität der Lichtquelle die Sicht-

[1]) Dieser möchte bestimmte Körnchen im Innern der Hefezellen am liebsten mit der Kernsubstanz identifizieren.

[2]) FROMMANN (1880, S. 428) glaubte sogar mit bloßem Auge Strömungserscheinungen im Kern von *Aloe* zu sehen. Doch ist diese Angabe seither nie bestätigt worden.

[3]) Vgl. unsere späteren Ausführungen über „Chromatinemission" (Kap. 4a).

barkeit von „Trübungen" im hohen Maße beeinflussen. Bei Arbeiten mit direktem Sonnenlicht könne man z. B. erheblich kleinere Teilchen ultramikroskopisch sichtbar machen als bei Verwendung von Bogenlicht. Soweit ich mich von einer Demonstration her entsinnen kann, die GAIDUKOV 1906 auf der Tagung der deutschen botan. Gesellschaft in Marburg vornahm, sind seine Angaben bezüglich der Ultramikronen des Kernes unter den damaligen Bedingungen korrekt.

Die Frage, ob die Kernsubstanz zu den Hydrosolen (BECHHOLD 1919 S. 303) oder zu den Hydrogelen (PRICE 1914) rechnen dürfe, läßt sich wohl nicht einheitlich beantworten. Es wird von der Menge der dispersen Substanz abhängen. Ist wenig davon vorhanden, so haben wir natürlich ein Hydrosol — oder da sicherlich verschiedene Phasen dabei beteiligt sind, ein „polyphasisches System" von Hydrosolen (LEPESCHKIN 1913 S. 184 und HARPER 1919 S. 293). Ist dagegen so viel disperse Substanz da, daß sich deren einzelne Teilchen berühren, so wird ja nun damit diese Phase zur kontinuierlichen und das Dispersionsmittel ist in Tröpfchenform in ihm eingeschlossen, wird also zur dispersen Substanz. Dann aber sind wir gewohnt von einem Gel zu sprechen. Solche sind natürlich jeder Zeit reversibel und nicht mit jener Gelbildung zu vergleichen, wie sie bei Ausfällung seitens der Fixierungsmittel zustande kommen (vgl. auch LIESEGANG 1912, LEPESCHKIN 1913 und unsere Behandlung in Kap. 3 a).

Immerhin dürfte solche Gelbildung nicht die Regel sein, wenigstens nicht im Ruhekern. Und so wollen wir denn im folgenden die in Wasser nicht löslichen Phasen, das „Karyomitom" (FLEMMING 1882) als disperse Substanz, den trennenden wässerigen[1]) Kernsaft („Karenchym" FLEMMING 1882, „Karyolymphe"[2])) als Dispersionsmittel bezeichnen. Dabei ist auch diese selbst noch eine kolloide Lösung, nur sind die einzelnen Eiweißteilchen hier sicherlich so klein, daß über ihre „optische Leere" wohl kein Zweifel besteht (vgl. noch die Behandlung des Gegenstandes bei A. MEYER 1920 S. 450).

Die dichtere Struktur des Kernes bewirkt natürlich, daß er im allgemeinen schwerer ist als das Cytoplasma, in dem er sich befindet. Nur wenn dieses größere Einschlüsse enthält (SPEK 1920 S. 537), kann auch einmal das Umgekehrte eintreten. Die Schlußfolgerungen werden nun durch Zentrifugalversuche völlig bestätigt. MOTTIER (1899), ANDREWS (1902, 1915), NĚMEC (1910 a) und E. W. SCHMIDT (1914, 1917, S. 29) haben auf diese Weise von der Benutzung einer bestimmten Zentrifugalkraft an den Kern an das zentrifugale Zellende hinschleudern können. Und jene Einschlüsse des Kerns, die wir oben als „Nucleolen" kennen lernten (SCHLEIDEN 1838), lassen sich, da sie wieder schwerer sind als die sonstige Kernmasse, auch noch aus den Nuclei herauszentrifugieren[3]). Die Zellen brauchen unter dieser gewaltsamen Umlagerung nicht zu leiden, denn Samen, die selbst größeren Zentrifugalwirkungen ausgesetzt waren, vermochten noch ganz normal auszukeimen (s. a. A. MEYER 1920 S. 424 ff.).

Die Form der Kerne pflegt in meristematischen wie auch sonst in jugendlichen Zellen kugelig bis ellipsoidisch zu sein, seltener ist sie

---

[1]) LEPESCHKIN (1913, S. 189) glaubt demgegenüber an dessen Lipoidnatur, zum mindesten an das Vorhandensein lipoider Stoffe darin.

[2]) Ich vermag nicht anzugeben, wer diesen Namen zuerst gebraucht hat.

[3]) Nur E. W. SCHMIDT glückte es (1914) auch bei stärkstem Zentrifugieren nicht, den Nucleolus aus dem Spirogyrakern herauszuschleudern.

mehr oder weniger abgeflacht (BERTHOLD 1886, S. 163). Das hängt mit seiner Flüssigkeitsnatur wie der hier allseitig gleichen Oberflächenspannung zusammen. In Zellen. die bereits eine besondere Funktion besitzen, verliert der Kern häufig seine Normalform und zeigt dann zuweilen ein recht sonderbares Aussehen. FR. SCHWARZ (1887, S. 81) brachte das mit der möglichen Verringerung des Kernsaftes in Zusammenhang; mit der Gelbildung erhalten wir eben immer mehr den Charakter eines festen Körpers. Und das wird sicherlich in vielen Fällen durchaus berechtigt sein. ZIMMERMANN (1896, S. 12) warnte demgegenüber aber bereits vor Jahren vor zuweit gehenden Generalisierungen. Denn es liegen ganz bestimmte Angaben vor, daß

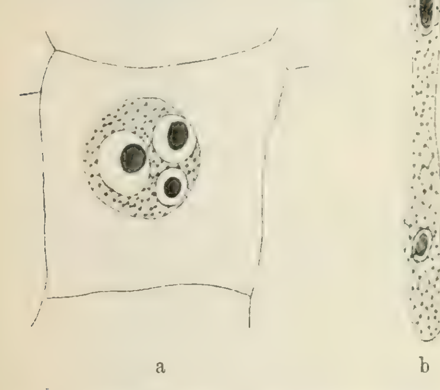


Fig. 1. *Ephedra maior.* a ruhender Kern aus dem Urmeristem der Wurzel; b desgl. aus dem Xylemparenchym. (Nach HOF.)

(nebenstehend)
Fig. 2. *Chara foetida.* Kerne aus den „Berindungszellen“ des Stengels. Vergr. 370. (Nach JOHOW.)

selbst in älteren Zellen die Nuclei noch eine große Plastizität besitzen können. SCHMITZ (1880b, S. 190) hatte nämlich gesehen, wie bei den Characeen die Kerne der Internodialzellen während der Plasmarotation an den kurzen Endflächen der zylindrischen oder schwach prismatischen Zellen einfach umbiegen und zuweilen rechtwinklig einknicken[1]). Wenn also, worauf auch SCHILLER (1909b) hinweist, die Kernform der embryonalen Nuclei in älteren Geweben oft zu einer spindelförmigen bi- oder multipolaren wird, so werden dafür außer der von SCHWARZ angegebenen Ursache wohl sicherlich noch andere herangezogen werden müssen. Es stehen die Veränderungen der Kernform oft in engem Zusammenhang mit denen der ganzen Zelle. Seit langem ist bekannt (vgl. u. a. KOHL 1897), daß in besonders

[1]) Vgl. ganz ähnliche Angaben für die Kerne solch „metabolischer“ Organismen, wie *Euglena* einer ist, bei DANGEARD, 1902a, S. 192.

langgestreckten Zellen auch die Kerne eine ähnliche Streckung erfahren. Vergleicht man die Zellen der Leitgewebe mit denen des benachbarten Parenchyms, so tritt der Unterschied deutlich hervor (Fig. 1). In manchen Gräsern (BAYLISS 1912) kann in ersteren die Kernlänge das 25fache der Breite betragen, in denen von *Tradescantia* selbst das 50fache. So kann der Nucleus sehr ausgesprochene Stabform erreichen. Und von den langgestreckten Zellen von *Chara*, vor allem den Berindungszellen, wissen wir seit JOHOW (1881, Sp. 739), daß der Kern fast bandförmig werden kann (Fig. 2). Ähnliches kennen wir von manchen Monocotylen (Fig. 3).

Fig. 3. *Hyacinthus orientalis.* Langgestreckte Kerne aus dem Parenchym der Blütenstandsachse. Vergr. 800. (Nach JOHOW.)

Ja selbst bei vielkernigen Pilzzellen geht auch die Formveränderung der Kerne in gleicher Richtung. So lesen wir bei DANGEARD (1890b, S. 102) für *Saprolegnia Thureti* oder *Bremia* (S. 133), daß, wenn das Wachstum der Fäden wenig intensiv ist, die Kerne kugelig sind, dagegen in Richtung der Achse verlängert, sofern stärkeres Wachstum einsetzt. Ganz ähnliches berichtet SAPPIN-TROUFFY (1892, S. 216) von den Kernen der Uredineen. Für *Bactridium flavum* erwähnt wieder DANGEARD (1900b), daß die sonst kugeligen Kerne, wenn sie nur in einen Plasmastrom gelangten, die Form ändern: „ils s'allongent alors suivant le sens du contact et prennent la forme de navettes." SWINGLE (1903, S. 17) für *Rhizopus nigricans* und GUÉGUEN (1909) für *Mucor sphaerosporus* beschrieben dann das gleiche. Und für *Ancylistes Closterii* gibt wieder DANGEARD (1906b, S. 219) an, daß dabei nicht nur Verlängerung, sondern sogar eine schraubige Windung resultieren könne.

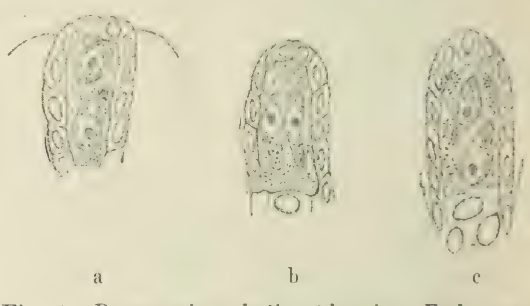


Fig. 4. *Burmannia coelestis.* 2kerniger Embryosack. a die Kerne befinden sich in normaler Stellung; b die Kerne sind um 90° gedreht; c Zwischenstellung zwischen a und b. Vergr. 580. (Nach A. ERNST und CH. BERNARD.)

Doch haben wir auch genug Ausnahmen von dieser Regel (ZIMMERMANN 1896, S. 13, HABERLANDT 1918a, S. 23). So bleiben die Kerne in den langgestreckten Epidermiszellen von *Allium Porrum* oder in den Bastzellen von *Linum* einfach kugelig, während sonst gerade Zellen ähnlichen Charakters gern langgestreckte Nuclei aufweisen. Eine physikalische Motivierung müßte in jedem Einzelfall gesondert versucht werden, was bisher noch kaum ernsthaft in Angriff genommen wurde. Denn wir können zuweilen selbst im ♀ Gametophyten der Blütenpflanzen, bei dem doch solch langgestreckte Zellen meist fehlen, einen ausgeprägten Zusammenhang zwischen Kern- und Zellform erkennen. Man vergleiche

z. B. die von A. ERNST und CH. BERNARD (1912b) für *Burmannia coelestis* gegebenen Bilder (Fig. 4). Hier werden je nach den Raumverhältnissen und je nachdem die „Kernspindel“ orientiert war, die Kerne kugelig oder langgestreckt erscheinen.

Nun erhebt sich die Frage: handelt es sich dabei um aktive oder um passive Gestaltsänderungen? Das heißt, beginnt der Kern mit seinem Formwechsel schon unabhängig von dem der Zelle, so daß man etwa an eine „Parallel-Induktion“ denken könnte, oder wird ihm die Veränderung durch die neue Zellform aufgezwungen? Wahrscheinlich ist das für die verschiedenen Fälle verschieden zu beantworten. Ganz sicher ist für einige die Passivität erwiesen, zuerst, wie wir oben bereits hörten (S. 1) von MEYEN (1827, 1828) für die langgestreckten Kerne von *Spirogyra* (s. a. LOEW 1906b). Und auch in neuerer Zeit ist von vielen Seiten darauf hingewiesen, daß der Kern eigenartige Fortsätze ins Cytoplasma hineinbekommt, so von SCHMITZ (1880b, S. 177), HABERLANDT (1887, S. 125), ROSEN (1896), ZIMMERMANN (1896, S. 12), MIEHE (1899), LIDFORSS (1908), MALTE (1908, 1910), KÜSTER (1915), V. DERSCHAU (1909, 1920) usw. MIEHE (1899) zeigte zuerst für *Hyacinthus*, daß der Kern durch diese Fortsätze organisch mit dem Plasmoderma verbunden sein kann (Fig. 5). Werden die Fäden künstlich durchrissen, so runden sich die Kerne sofort zur Kugelform ab. Und der von KOHL (1897) für einige Fälle geargwöhnte Zug, der durch das Wachstum der Zelle auf die Kerne ausgeübt wird, ist damit bewiesen.



Fig. 5. *Hyacinthus orientalis*. Epidermiszelle. Der Kern ist durch seine Fortsätze am Plasmoderma aufgehängt. (Nach MIEHE.)

Es ist doch sicherlich ganz einseitig, wenn SCHILLER (1909b) demgegenüber jede Gestaltsveränderung des Kerns als aktiv auffassen will. In seiner Polemik gegen MIEHE weist er u. a. auf die „spindeligen“, oft in zahlreiche Zipfel ausgezogenen Kerne der Curcurbitaceen-, Compositen- usw. Haarzellen hin, die in Zirkulationsströmen „hin- und herwandern, die Gestalt beständig verändern und dabei sich in die Richtung des jeweiligen Weges strecken“. Daß solches vorkommt, leugnet niemand, wir hörten sogar, daß bereits die Pilze derartige Kernveränderungen zeigen. Aber es gibt doch zu denken, daß jedenfalls auch KOHL (1897) mit ähnlicher Argumentation bei den Epidermiskernen von *Hyacinthus* an aktive Veränderungen glaubte, da er eben nur die Verbindungsfasern nicht zu sehen vermochte! Es muß eben von Fall zu Fall untersucht und entschieden werden. Oft werden auch die Grenzen zwischen den „Kernfortsätzen“ und den cytoplasmatischen Strängen, die den Kern im Innern der Zelle — hier inmitten eines Systems von Vakuolen — befestigen, schwer objektiv anzugeben sein. Häufig, besonders

in „lebhaft funktionierenden Zellen“, handelt es sich sicherlich um durchaus aktive Kernumformungen. Ein instruktives Beispiel gibt dafür ROSENBERG (1899, S. 90, 91). In den *Drosera*-Tentakeln sind die Kerne der Endodermis, der Tracheiden und Stielzellen spindelförmig. Mit der Reizung der Blätter durch irgend welche „Nahrung“ beginnt aber die Abrundung der Kerne. Und hier scheinen auch die fädigen bis zum Plasmoderma reichenden Fortsätze im Gegensatz zu MIEHES Objekt sicher zu fehlen. Dagegen ist umgekehrt bei gewissen Kernen in den Conidien von *Albugo Tragopogonis* (DANGEARD 1901 b) eine passiv zustandegekommene Birnform und eine Verlängerung in eine Art von „Stiel“ beschrieben worden, trotzdem keine Plasmafasern vorhanden sind. Aber hier ist eben eine andere enge Verbindung mit der Hautschicht hergestellt und wenn die Kerne zentral in der Zelle lagen, blieben sie auch kugelig. Die Verbindungen mit Blepharoplasten und Centrosomen (vergl. Kap. 4b, 4d) werden uns eine ähnliche Beeinflußbarkeit der Nuclei lehren.

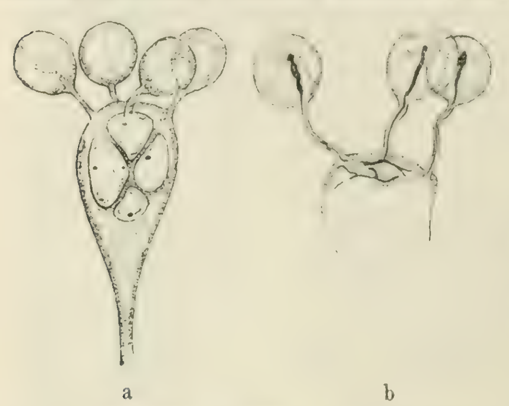


Fig. 6. *Nidularia pisiformis.* a die 4 Basidien-Kerne sind noch nicht in die Sporen eingetreten; b unmittelbar nach der Auswanderung in die Sporen. Vergr. ca. 1800. (Nach FRIES.)

Ganz eindeutig scheint die Zwangsform der Kerne da zutage zu treten, wo diese bei ihrer Wanderung enge Passagen zurückzulegen haben und dabei entsprechend der Breite des Weges sich auseinanderziehen müssen. Solches beschrieb bereits KOLDERUP ROSENVINGE (1886) für die Wanderung der Nuclei innerhalb des Basidienapparates durch die Sterigmen in die Sporen (vgl. auch ISTVÁNFFY 1895, RUHLAND 1901, MAIRE 1902, FRIES 1911 a usw. für nicht parasitische Basidiomyceten (Fig. 6), KUNKEL 1914 usw. für Uredineen[1])). Ähnliches findet sich auch bei Hefesprossung bei Übertritt des Kernes in die eben gebildete Tochterzelle sowohl in Saccharomyceten (z. B. DANGEARD 1892 c, BUSCALIONI 1896, M. BOUIN 1897, BUSCALIONI und CASAGRANDI 1898, GUILLIERMOND 1904 a) wie der Ustilagineen (MAIRE 1898) oder bei der Conidienbildung (z. B.: DANGEARD 1890 b S. 132 für *Phytophthora*, 1897 a S. 260 für *Sphaerotheca*, JUEL 1920 für *Hyphelia*). Ferner wären manche Haustorienkerne hier zu nennen (z. B.: HARPER 1896 S. 663, GR. SMITH 1900 S. 167 usw.) und an das Einwandern der Nuclei in die „Thyllen“ höherer Pflanzen zu erinnern (s. z. B.: BOEWIG 1904 S. 411). Auch wo die Kerne durch dünne Poren von einer Zelle in eine Nachbar-

[1]) FITZPATRICK (1918 a, S. 407) weist für die parasitische Auriculariacee: *Eocronartium muscicola* allerdings darauf hin, daß daneben auch der Druck, der durch das strömende Cytoplasma ausgeübt wird (vergl. S. 6), bereits eine Verlängerung der Kerne hervorrufen kann. Denn es zeigte sich, daß „in some cases, in which marked elongation occurs, the diameter of the sterigma exceeds even the long diameter of the nucleus“.

zelle schlüpfen (vgl. Kap. 4c), zeigen sie oft ähnliche Übergangsformen, die nach Beendigung der sie veranlassenden Ursache sofort aufgehoben sind (Fig. 7) (MIEHE 1901, NĚMEC 1904b, SCHÜRHOFF 1906, BENSAUDE 1918, S. 59, 80) usw.) vgl. ferner KÜSTER 1915 S. 801, A. MEYER 1920 S. 10.

Von Zwangsformen des Kernes werden wir auch da zu sprechen haben, wo er infolge des Heranwachsens von „Kristalloiden" in seinem Innern (SPERLICH 1906, ZWEIGELT 1917) oder durch Einengung seitens besonderer Inhaltsstoffe der Zelle nicht mehr zu einer Normalausdehnung gelangen kann. Schon SCHOTTLÄNDER (1892 S. 293) gibt an, daß der Kern der Eizelle von *Chara foetida* durch die vielen hier abgelagerten Stärkekörner „oft sehr unregelmäßig ausgebuchtete Formen" erhält. Und noch größere Beeinflussung sehen wir in den alternden Geweben der Reservestofforgane. SCHORLER (1883) beschreibt das für das stärkehaltige Holzparenchym und die Markstrahlzellen, KÖPPEN (1887), TH. PETERS (1891), RACIBORSKI (1893a), ZIMMERMANN (1896 S. 14), KOHL (1897), BEAUVERIE (1906), A. ERNST (1914), A. MEYER (1920 S. 282,

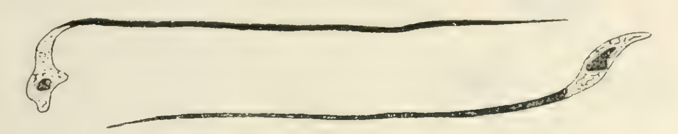


Fig. 7. *Zea Mays.* Fadenförmig ausgezogene Kerne bei der Verwundung von Parenchymzellen des Mesocotyls. (Nach NĚMEC.)

284) und andere für die Zellen des Endosperms und der Cotyledonen von Samen. In Fig. 8 sehen wir z. B., wie die Kerne von *Zea Mays* zu „merkwürdig fädig verzweigten Gebilden" werden, „welche die Lücken zwischen den eng nebeneinander liegenden Stärkekörnern ausfüllen". Ähnlich wird nach A. ERNST (1914 S. 139) bei *Balanophora* der Kern durch die in Form von fettem Öl und Eiweiß abgelagerten Reserven „mehr und mehr eingeengt und zwischen einigen Vakuolen zu einem pseudopodienartig ausgezogenen, gleichmäßig-intensiv gefärbten Körper umgewandelt." Sind wenigstens dies alles unzweifelhaft „passive" Kernveränderungen? Für das Gros sollte man es meinen. Aber wir wissen nicht, ob nicht der Anfang der Umgestaltung durch aktive Tätigkeit zustande kommt, wie wir nachher gleich hören werden. Und MALTE (1908) meint direkt, daß z. B. im Endosperm von *Euphorbia Characias* die Kerne sich amöboid zwischen die einzelnen Stärkekörner mit ihren feinen Ausläufern erstrecken. Überhaupt wäre auch nichts irriger, als anzunehmen, daß die Nuclei während dieser Veränderungen stets absterben müssen, wie es doch zunächst den äußeren Anschein hat. Schon RACIBORSKI (1893a) sah, daß bereits ganz veränderte Kerne noch bei der Samenkeimung unter Wasseraufnahme quellen und normale Kugelform annehmen (vgl. auch BEAUVERIE 1906).

Des weiteren ist der Kern häufig durch das Eindringen von Fremdkörpern, wie z. B. Hyphen bei der *Mykorrhiza*, rein passiv verändert (BURGEFF 1909 S. 111 usw.). Die Formen werden dabei oft durch einfache Umschließung seitens des Pilzes ganz absonderliche. Gelingt es dem Nucleus aber, sich ihnen wieder zu entziehen, so sehen wir auch gleich die normale Kugelform.

Seltener werden einfache Zell-Vakuolen solche Deformationen des Kernes hervorrufen, müßte in ihnen doch eine besonders starke Konzentration des Inhalts vorhanden sein, wie das vielleicht bei der „gärenden" Hefe der Fall ist (vgl. KOHL 1908 S. 10). Im allgemeinen dürfte der Widerstand, den die Kernoberfläche dem von der Vakuole ausgeübten Druck entgegenzustellen hat, so groß sein, daß sich eventuelle Veränderungen der Kernform in bescheidenen Grenzen halten. Vielleicht sind die „Scheibenkerne" A. ERNSTS (1901b), die er im Embryosack von *Tulipa* sah, so zustande gekommen.

Als „Zwangsformen", unter der Einwirkung besonderen Druckes, dürfen wir wohl auch solche Bilder auffassen, wie sie die Kerne in den Schließzellen des Spaltöffnungsapparates mancher Gewächse (*Ornithogalum:* HABERLANDT 1918a, S. 23 usw.) aufweisen, wobei die „Hantelformen" bei den Gramineen besonders markante Beispiele darstellen.

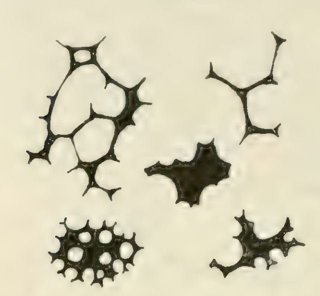


Fig. 8. *Zea Mays.* Kerne aus dem Endosperm. Vergr. 1000. (Nach ZIMMERMANN.)

Und „Zwangsformen" wies bereits BERTHOLD (1886, S. 48) an Kernen der Pollen-Mutterzellen von *Tradescantia, Hemerocallis* usw. nach, die sich dabei unter Umständen „oft in Fäden von außerordentlicher Zartheit und Länge ausziehen" lassen. Auch die „Sichelformen" im Pollenkorn von *Ornithogalum, Convallaria* usw. (STRASBURGER 1884a, S. 9) oder *Aconitum* (OSTERWALDER 1898) u. a. Spezies müssen wohl ähnlich gedeutet werden. Ferner sei noch an COUPINS (1909) Fund erinnert, wonach in den Wurzelhaaren von *Triticum* und *Avena* der ursprünglich kugelige Kern nicht nur fadenförmig wurde, sondern sich sogar schraubig um sich selbst drehen kann (vgl. auch oben S. 6 für *Ancylistes*).

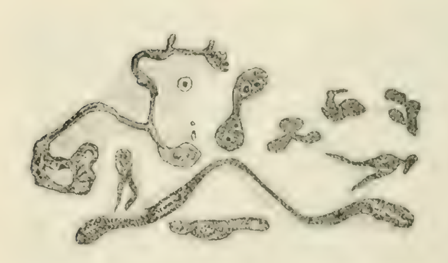


Fig. 9. *Vicia Faba.* Schlangenförmige Kerne aus dem transitorischen Endosperm. (Nach BUSCALIONI.)

Damit aber kommen wir bereits zu solchen Nuclei, für die wir besondere Namen zu geben pflegen. Ihre Genese ist uns kausal meist unverständlich. Daß sie mit starkem Metabolismus in der Zelle und starken Veränderungen der Oberflächenspannung Hand in Hand gehen dürften, ist nur eine — wenn auch wahrscheinliche — Deduktion. Die Einzelfaktoren aufzudecken ist also erst der Zukunft vorbehalten.

Zunächst sei an die „schlangenförmigen" Kerne erinnert, welche BUSCALIONI (1898a S. 275) aus dem Endosperm von *Vicia Faba* beschrieb. Sie wiesen eine Länge von 190—200 μ bei einer Breite von nur wenigen μ auf und hatten dabei außerordentlich merkwürdige Formen, die wie ein C oder S oder V aussahen. Nach den Bildern zu urteilen, scheinen sie mir oft an solche der „Myelin"-Figuren zu erinnern. Sie dürften wohl den Beginn von Degenerationen bedeuten: eine Teilung

können sie in normaler Weise jedenfalls nicht mehr eingehen (s. Fig. 9). Zum Teil sind sie vielleicht auch wieder Zwangsformen, dadurch hervor-

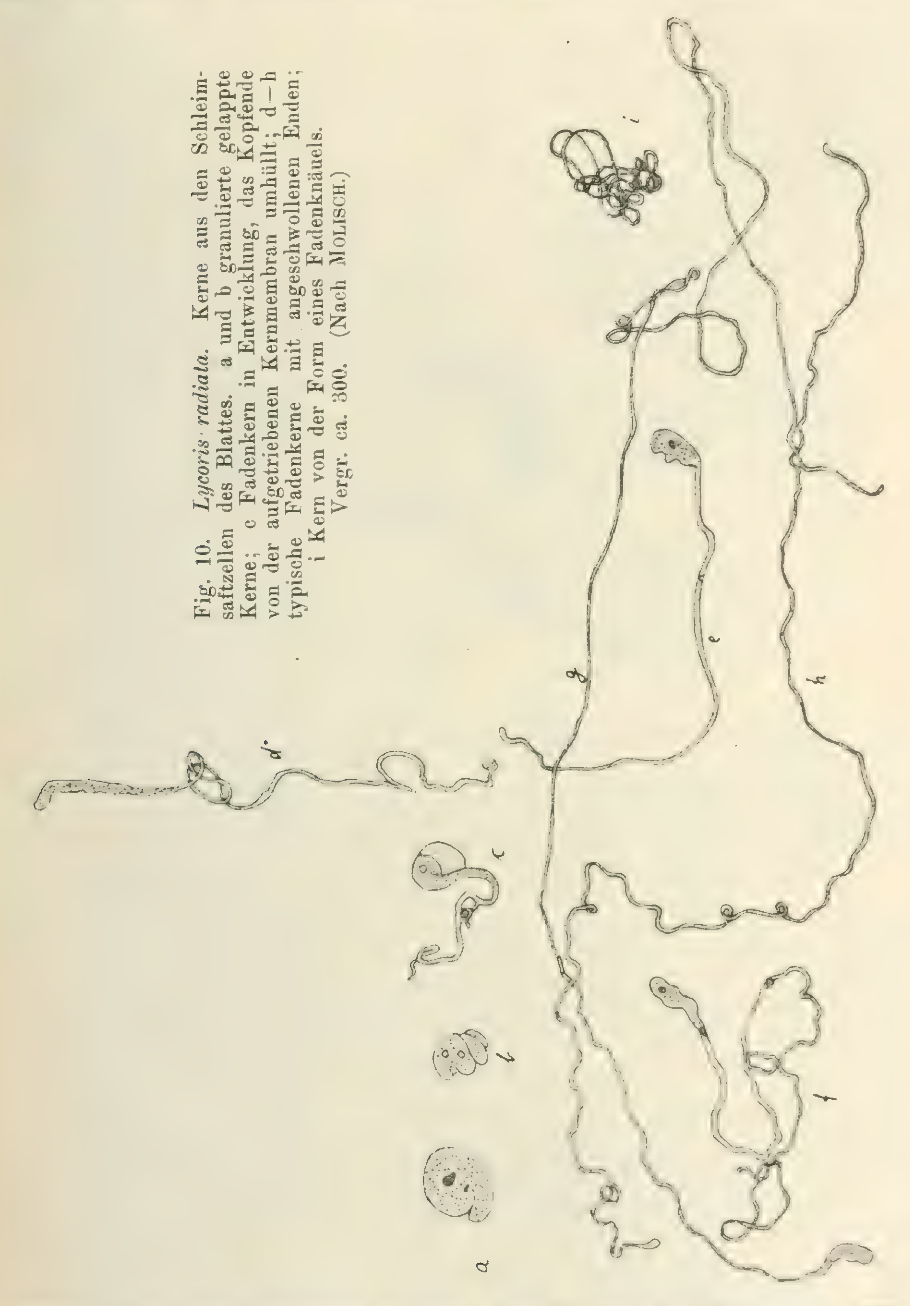


Fig. 10. *Lycoris radiata*. Kerne aus den Schleimsaftzellen des Blattes. a und b granulierte gelappte Kerne; c Fadenkern in Entwicklung, das Kopfende von der aufgetriebenen Kernmembran umhüllt; d—h typische Fadenkerne mit angeschwollenen Enden; i Kern von der Form eines Fadenknäuels. Vergr. ca. 300. (Nach MOLISCH.)

gerufen, daß die Suspensor-Fortsätze des Embryo ins Endosperm vordringen, „e quindi devono urtare spesse volte contro i nuclei ed altri corpi semisolidi“ (S. 275).

Eine gewisse Ähnlichkeit mit diesen besitzen sodann einige derjenigen, die MOLISCH (1899. 1901) als „Fadenkerne“ bezeichnete. Wir hörten ja soeben, daß im Prinzip vielleicht jedem Kern ein Faden-Charakter aufgedrängt werden kann. Hier sind es Dauerzustände geworden, ohne daß wir die fortwirkende Ursache verständen. Sie finden sich besonders gern in gewissen pflanzlichen Sekretbehältern. Bereits JOHOW (1880) hatte in seiner Dissertation darauf hingewiesen, daß die Kerne hier u. a. stab- oder sichelförmig werden können. Aber erst MOLISCH verfolgte dann die Erscheinung im Zusammenhang. Bei der Amaryllidacee *Lycoris radiata* gibt es in den Schleimgefäßen sehr verschiedenartige Nuclei: runde, gelappte, länglich abgerundete, länglich zugespitzte, fadenförmige, selbst wieder solche von schlangenähnlichem Verlauf oder auch ganz lockere Fadenknäuel (s. Fig. 10). Die Kerne können eine Länge von 1510 μ, also 1,5 mm erreichen, wogegen die Breite auf 0,1—0,3 μ herabgeht.

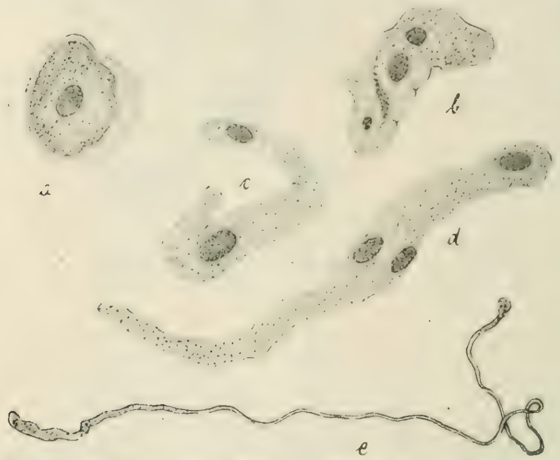


Fig. 11. *Galanthus nivalis.* Kerne aus den Schleimsaftzellen. a annähernd kugelig; b—d amöboid, stark verlängert; e typischer Fadenkern. Vergr. ca. 300. (Nach MOLISCH.)

Seltener, und nicht in so typischer Ausbildung, fanden sich Fadenkerne auch bei *Vallota purpurea, Galanthus nivalis* (Fig. 11), *Leucojum vernum, Amaryllis formosissima,* sowie bei *Humulus Lupulus* und in den Schlauchzellen des Stengels von *Corydalis pumila* ein. Und gleichfalls Fadenkerne beschreibt SPISAR (1906) für die Milchröhren von *Scorzonera hispanica* und anderen Kompositen. Form, Länge und Breite waren hier häufig recht verschieden. Manche Nuclei erwiesen sich fast so dick, „daß sie die Milchröhren sozusagen verstopfen“. Und daneben waren wurmförmige oder solche, die an den Enden keulenförmig angeschwollen waren, um endlich in einen Faden auszulaufen. So maßen Fadenkerne von *Scorzonera* 40,8 : 3,6 μ; 55,2 : 2,4 μ; 79,2 : 4,8 μ, von *Lactuca sativa* 28,8 : 4,8 μ (aber daneben wieder 43,2 : 24 μ), von *Cichorium Intybus* 38,4 : 2,4 μ; 52,8 : 2,4 μ usw. Ähnliche hatte übrigens MOLISCH (1901 S. 13) auch im Milchsaft von *Brosimum microcarpum* gesehen. Sonderbar ist es, und das wird eine Analyse ihrer Ätiologie sehr erschweren, daß niemals alle Kerne in dem gleichen Medium des Schleim- oder Milchsaftes die Faden-Natur angenommen haben. MOLISCH wie SPISAR geben ausdrücklich an, daß plötzlich unter typischen Fadenkernen solche liegen, deren Längen- und Breitendurchmesser kaum differieren. Anschließend sei noch auf die sonderbaren Kerne verwiesen, die MOLISCH (1899, S. 188, 1901, S. 107) in den Saftbehältern von *Aloe* beschrieb. Einige zeigten sichtlich eine fädige Aufrollung,

so daß die Nuclei bis 825 μ Länge bei nur 7 μ Breite erreichten, andere dagegen nur eine „melonenartige Rippung". Fig. 12 wird uns am besten ihre Natur versinnbildlichen.

Wir hörten oben schon (S. 6), daß auch bei den Pilzen öfters eine Längsstreckung der Kerne vorkommen kann. In extremem Maße zeigen das die „Kometenkerne", die RUHLAND (1901 S. 189) für gewisse Hyphen zuerst beschrieb. In dem Mycel der Lamellen von *Armillaria mellea* entdeckte nämlich dieser Forscher „langgestreckte, spindelige, bis fast fadenförmige, mitunter auch hakig gekrümmte Gebilde mit undeutlicher Wandung" (Fig. 13). In dem breiteren Ende liegen die Nucleolen. MAIRE (1902, S. 181) bestätigte RUHLANDS Funde und sah außerdem ganz das gleiche in den Lamellenhyphen von *Collybia tuberosa* sowie (1905 b, S. 138) in den Asci von *Rhytisma acerinum*. GUILLIERMOND (1905 a, S. 353) endlich konstatierte sie im Pseudoparenchym und in den Paraphysen von *Peziza catinus*. Und LAGERHEIM (1900, S. 13) gab schon früher für *Monoblepharis* wenigstens an, daß in älteren vegetativen Zellen die Nuclei fast fadenförmig ausgezogen sein können.



Fig. 12. *Aloe Saponaria*. Kerne aus den Harzzellen. a und b gerippte Kerne; c Fadenkern. Vergr. ca. 300. (Nach MOLISCH.)

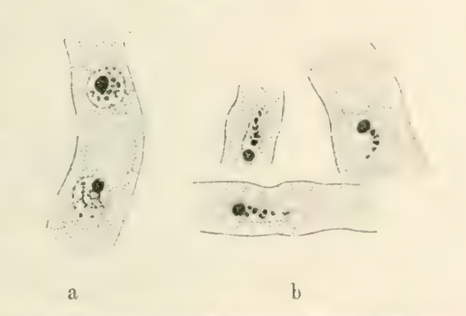


Fig. 13. *Armillaria mellea*. Kerne aus den Lamellen-Hyphen. a normale; b „Kometenkerne". (Nach RUHLAND.)

Echte „Ringkerne" scheinen im Pflanzenreich, im Gegensatz zum Tierreich, sehr selten zu sein. BALLOWITZ (1898) erwähnt in seiner zusammenfassenden Studie allein die von LAUTERBORN (1893, 1896) bei der Diatomee *Surirella* beschriebenen. Und hier handelt es sich nur um ein relativ kurz dauerndes Stadium. Die Ringkerne DIXONS (1895 d, S. 723) aus dem Endosperm von *Fritillaria* und ebenso die BUSCALIONIS (1898, S. 283, 314, 324) aus dem von *Fritillaria*, *Vicia Faba* und *Leucojum* sind in ihrer Deutung mir noch ganz unsicher. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß sie wenigstens z. T. auf eigenartige Verschmelzungsstadien von Kernen zurückzuführen sind (Fig. 14—16). Daneben spielen vielleicht auch karyolytische Erscheinungen (vgl. Kap. 10) eine Rolle, wie solches PARATORE (1899) näher beschrieb.

Unter „Blasenkernen" versteht MOLISCH (1899, 1901) solche, die mit einer großen „Saftblase" versehen sind. Zwischen der äußersten Begrenzung, der „Kernmembran" und der eigentlichen Kernsubstanz hat sich nämlich eine große Vakuole ausgebildet, durch die erstere relativ weit vorgetrieben wird (Fig. 17—19). „Zweiblasige" Nuclei finden sich

da, wo die Kernmembran sich an zwei entgegengesetzten Enden von dem Hauptteil des Kernes abhebt.

Diese Formen konnten auch experimentell hervorgerufen werden. Wurden nämlich Kerne aus dem Schleimsaft von *Clivia nobilis* der

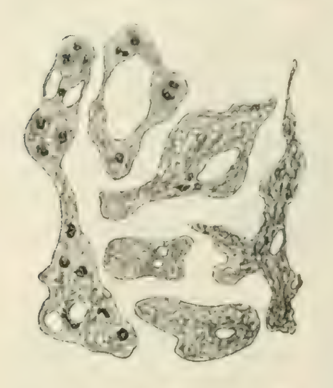


Fig. 14. *Vicia Faba*. Ringkerne aus dem transitorischen Endosperm. (Nach BUSCALIONI.)



Fig. 15. *Vicia Faba*. Ringkern aus dem transitorischen Endosperm zu Beginn seiner Teilung. Im Innern sieht man den Beginn einer Zellwandbildung. (Nach BUSCALIONI.)

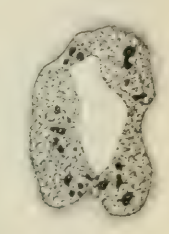


Fig. 16. *Fritillaria imperialis*. Ringkern aus dem Endosperm. (Nach BUSCALIONI.)



Fig. 17. *Musa chinensis*. Blasenkerne. Vergr. 950. (Nach MOLISCH.)



Fig. 18. *Philodendron cannaefolium*. Blasenkerne. (In der Blase sind kleine Kristalle ausgeschieden.) Vergr. ca. 950. (Nach MOLISCH.)

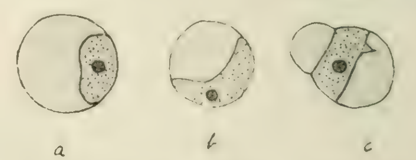


Fig. 19. *Humulus Lupulus*. Blasenkerne. Vergr. ca. 950. (Nach MOLISCH.)

langsamen Einwirkung destillierten Wassers ausgesetzt, so erfolgte bald ein starkes Anschwellen zu einem typischen Blasenkern. Man darf daraus wohl folgern, daß das Dispersionsmittel des Kernes Substanzen von hohem osmotischen Äquivalent gelöst enthält. Bei *Musa* konnten

die Blasen selbst einen Durchmesser von 13—17 μ erreichen. Durch Zusatz von wasserentziehenden Mitteln oder auch beim Absterben der Kerne collabierten sie wieder. Besonders schöne Blasenkerne fanden sich in den Saftgefäßen von *Musa chinensis* (Fig. 17) und *M. Ensete* vor, ebenso im Milchsaft von *Philodendron cannaefolium* (Fig. 18) und anderen Araceen. Bei *Philodendron* waren einige Substanzen der Vakuole öfter in Form von kleinen Kriställchen ausgefällt. Ähnliche, wenn auch nicht so ausgeprägte, Blasenkerne wurden ferner bei *Humulus Lupulus* (Fig. 19) aufgefunden. In den Milchröhren gewisser Euphorbiaceen (*Euphorbia Lathyris* u. a.) waren normal zwar keine Blasenkerne vorhanden, aber dafür waren hier die ganzen Nuclei so reich an Kernsaft, daß, „wenn die Nucleolen nicht wären, man sie im lebenden Zustande für Vakuolen halten würde." Ließ MOLISCH hier langsam einseitig Wasser zufließen, vermochte er sie in Blasenkerne zu verwandeln (1901, S. 13).

In gewissem Sinne mit diesen Blasenkernen vergleichbar sind auch die Kerne, die aus besonders weitlumigen Schläuchen des Xylems von *Tropaeolum maius* und *tuberosum* stammten (MOLISCH 1901, S. 15). Die Nuclei hatten sich nur z. T. mit Karyoplasma angefüllt und dieses lag in der zu weiten Kernmembran wie der Inhalt einer plasmolysierten Zelle innerhalb ihrer Cellulose-Membran. „Nicht selten bleibt die im Mittelpunkt zusammengezogene Kernsubstanz durch zahlreiche, radiär verlaufende, äußerst zarte Fäden mit der Kernhaut in Verbindung." Es ist indes MOLISCH wie auch mir recht zweifelhaft, ob er nicht dabei bereits Degenerations-Prozesse sah, zumal die genannten Kerne außerordentlich empfindlich waren. Dagegen sind die sehr großen Kerne in den Milchsaftschläuchen von *Aponogeton*, die SERGUÉEFF (1907, S. 76, 79) abbildet, offenbar ganz normal. Sie scheinen sich jedoch ebenfalls durch einen sehr hohen Gehalt von Kernsaft auszuzeichnen.

Eine besondere Gruppe von seltsam geformten Kernen stellen die vieler männlicher Gameten dar, vor allem die der Spermatozoiden. Über deren Bau hat man noch vielfach bis in unsere Tage hinein gestritten, da die Homologieen mit einer „typischen" Pflanzenzelle oft nicht klar erkannt werden konnten; so war es z. B. bei den *Fucus*-Spermatozoiden (MEVES 1918 a), bei denen die eigenartig zusammengehäuften „Plastosomen" für GUIGNARD (1889 a) den Eindruck eines Kernes hervorriefen[1]).

In den jugendlichen Gametenzellen hat der Kern wohl stets noch seine normale Kugelform. Diese geht dann verloren in dem Maße, in dem sich die Zellform ändert, ja auch die Struktur wird dabei so andersartig, daß die älteren Untersucher (selbst noch STRASBURGER 1880 a) an eine totale Auflösung des Kernes glaubten. Im selben Jahr griff aber SCHMITZ (1880 b, S. 188) alte, halbvergessene Anschauungen von SCHACHT aus dem Jahre 1859 (S. 246)[2]) auf, und bewies, daß davon keine Rede sein könne. Der Kern gestaltet sich hier vielmehr so um, „daß seine peripherische Schicht sich verdichtet und zu einem ringförmigen resp. spiralig eingerollten Bande sich spaltet, während der mittlere Teil des

[1]) Daß auch KYLIN (1916 b) den gleichen Fehler begangen haben soll, wie MEVES glaubt, wird von dem schwedischen Autor lebhaft bestritten (KYLIN 1920).

[2]) SCHACHT schildert zwar den Beginn der Kernumformung richtig, sagt aber dann, daß dieser im entwickelten Spermatozoid verschwunden sei.

Kernes sich auflockert und zu dem sogenannten farblosen Bläschen" sich ausbildet. Die Cilien und der vordere Teil der Zelle sollten allein aus Cytoplasma bestehen. Das war im einzelnen durchaus noch nicht alles korrekt und ein großer Streit setzte darüber ein, ob das reife Spermatozoid, abgesehen von den plasmatischen Cilien, allein aus dem transformierten Kern bestehen solle oder nicht. ZACHARIAS (1881 b, 1887 a) hatte schon die richtige Ansicht ausgesprochen, und auch durch mikroskopische Reaktionen zu erweisen versucht, daß ein dünner Saum längs des ganzen Zellkörpers ebenso wie Cilien und Endblase cytoplasmatischer Natur seien, aber er drang zunächst noch nicht durch.

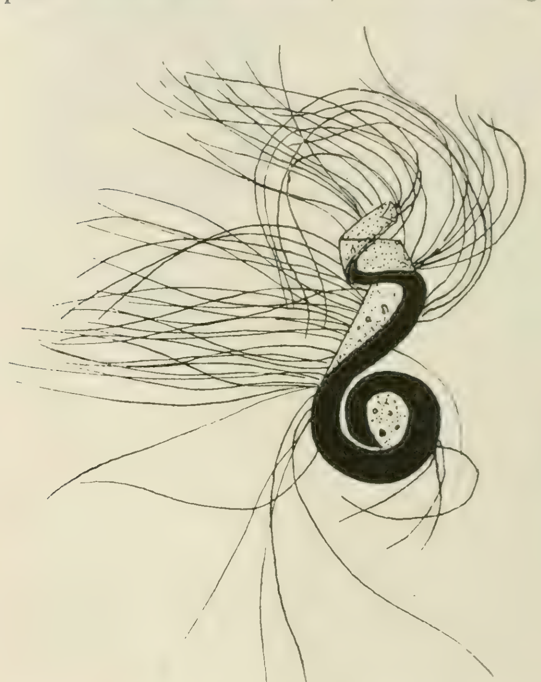


Fig. 20. *Onoclea Struthiopteris.* Reifes Spermatozoid, der Kern tiefschwarz gefärbt. Vergr. 1850. (Nach STEIL.)

Die große in der Folgezeit publizierte Literatur findet sich bis zum Jahre 1894 (vorl. Mitt. 1889) in einer Arbeit von BELAJEFF (1894 a) eingehend (S. 1—23) behandelt (s. a. BELAJEFF 1897 a—c, ZIMMERMANN 1896, S. 111, 113, R. ALLEN 1911). Hier wird die ZACHARIASsche Ansicht wirklich ganz exakt bewiesen, nachdem BELAJEFF selbst noch früher irriger Weise die karyoplasmatische Natur des Zellsaumes betont hatte. Gerade so hervorragende Forscher wie GUIGNARD (1889 a u. b) und CAMPBELL (1887, 1888 c, 1891, 1894 usw.) hatten allein Cilien und Endblase auf Cytoplasma zurückführen wollen. Alle weitere Polemik ist längst überholt und mag bei BELAJEFF (1894 a) nachgelesen werden.

Auch trug die Vervollkommnung der Färbetechnik natürlich viel dazu bei, die Dinge klarer zu gestalten und Fig. 20 (STEIL 1918) läßt nicht mehr den geringsten Zweifel, was Cyto- und was Karyoplasma ist. Wir ersehen daraus, daß hier die allerersten Teile des Schraubenbandes, an dem die Cilien befestigt sind, auch noch rein cytoplasmatischer Natur sind. Das ist wohl durchweg der Fall. STRASBURGER (1892 b) dürfte der erste gewesen sein, der bei *Marsilia* (S. 122) und anderen Pflanzen zeigte, wie nur die hinteren Windungen des „Spiralkörpers" auf Kernumwandlung zurückzuführen wären und die vorderen Windungen aus Cytoplasma beständen. Deren Zahl kann übrigens stark variieren. W. R. SHAW (1898 b, S. 273) sagt z. B. für die Spermatozoiden von *Onoclea sensibilis:* „The number of turns varies with the length to which the

cork shrew is extended: when shortened, like a watch-spring, it makes two turns; just outside the archegonium it usullay makes about three and a half turns; in the canal, when it becomes most extended, it may make five turns." Und der Kern muß natürlich im gleichen Sinne variieren, da er sich ja durch den größten Teil der Schraubenwindungen hindurch erstreckt (Fig. 21)[1].

Ein kausalmechanisches Verständnis der sonderbaren Schraubenform, die der Kern in den reifen Spermatozoiden annimmt, suchte bereits BERTHOLD (1886, S. 307) anzubahnen, dadurch daß er das Auftreten einer Vakuole in der Zelle als Veranlassung für das Seitwärtsdrängen des Cytoplasma zu einem dünnen Wandbeleg annahm. Dadurch würde natürlich auch der Raum für den Zellkern aufs äußerste eingeengt und dieser als „Zwangsform" zu einem langen Bande ausgezogen. Tiefer suchte dann LILLIE (1903) in die zellmechanischen Vorgänge einzudringen, indem er aus der gleichen relativ starken „elektrischen Ladung" die Notwendigkeit starker gegenseitig abstoßender Wirkungen der einzelnen Kernpartikelchen postulierte. Das müßte nach seiner Meinung eine Schraubenform begünstigen. Aber auch das darf wohl nur in soweit hier angeführt werden, als damit vielleicht überhaupt ein Weg zu einem wirklichen Verständnis auf colloidchemischem Boden gezeigt werden könnte. Des Rätsels Lösung bringt auch dieser Erklärungsversuch noch sicherlich nicht. Sonst müßten wohl noch viel allgemeiner bei ähnlich „konzentriertem", d. h. kernsaftfreiem Karyoplasma sich Schraubenformen bemerkbar machen. SCHOTTLÄNDERS (1892, S. 279) Bemühungen endlich, ein Verständnis herbeizuführen, dadurch, daß er „zweierlei Substanzen" eingreifen ließ, von denen die eine kontraktil. die andere nicht kontraktil wäre, haben nur noch historisches Interesse,

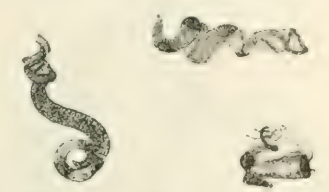


Fig. 21. *Onoclea sensibilis.* Spermatozoiden in verschiedenen Ansichten; Zahl und Form der Windungen verschieden. Vergr. 1850. (Nach W. R. SHAW.)

Nicht nur in Spermatozoiden, sondern auch noch bei den ♂ Geschlechtskernen der Blütenpflanzen sind des öfteren ganz ähnliche charakteristische Schraubenformen beschrieben worden. Das kann bereits im ruhenden Pollenkorn der Fall sein (GOLIŃSKI 1893 für *Triticum*) und das findet sich noch weit häufiger bei dem Transport der Kerne nach der Eizelle. Seit den Arbeiten von MOTTIER (1898a), NAWASCHIN (1898a b, 1900), GUIGNARD (1899a, 1900a b, 1901a—d, 1902a b, 1903, 1904), MISS SARGENT (1899, 1900), MISS THOMAS (1900a b) usw. mehrten sich die Beispiele. Und die Frage erschien berechtigt, ob hier die isolierten Kerne solche Bewegungen auszuführen imstande sind wie sonst die ganzen Zellen, umsomehr als in einigen Fällen die Autoren ausdrücklich angeben, daß die Schraubenform erst unmittelbar nach dem Eintritt in den Embryosack angenommen wird. Aber man darf nicht übersehen, daß zuweilen (so nach SHATTUCK 1905 für *Ulmus*) auch gerade das Umgekehrte beschrieben ist, daß nämlich die ♂ Kerne im Pollenschlauch verlängert sind und sich im Embryosack gleich abrunden. Und in sehr vielen Fällen verändern die Nuclei die Form überhaupt

[1]) Bei den *Cycadales* und *Gingko* verlängert sich zwar der Kern lange nicht in dem Maße wie bei *Bryo-* und *Pteridophyten*, aber er macht doch wenigstens eine Art „Vorsprung" nach dem „Blepharoplasten" hin (vergl. dazu Kap. 4b).

nicht oder sie kann das eine Mal kugelig bleiben, das andere Mal schraubig werden (so bei *Caltha palustris* nach MISS THOMAS 1900b und bei *Carpinus* nach MISS BENSON, SANDAY und BERRIDGE 1906).

Es ist möglicherweise auch da, wo die Kerne gebildet sind, wie z. B. bei *Lilium* (BLACKMAN 1911b, BLACKMAN und WELSFORD 1913) (Fig. 22) die Form nur eine Art „Luxusanpassung" oder gar eine bedeutungslose Zufälligkeit (vgl. dazu auch unsere Ausführungen in Kap. 4c und 8).

Ein bemerkenswerter Parallelfall würde übrigens vorliegen, wenn wir an die Angaben von BROOKS (1910) sowie BLACKMAN und WELSFORD (1912) für die „Spermatien-Kerne" gewisser Pilze denken. Denn sowohl bei *Gnomonia* (1910, S. 589) wie bei *Polystigma* (1912, S. 763) werden die Nuclei als lang und fadenförmig angegeben. Freilich sind wir über die tatsächliche Bewegung dieser Kerne noch durchaus ungenügend orientiert.

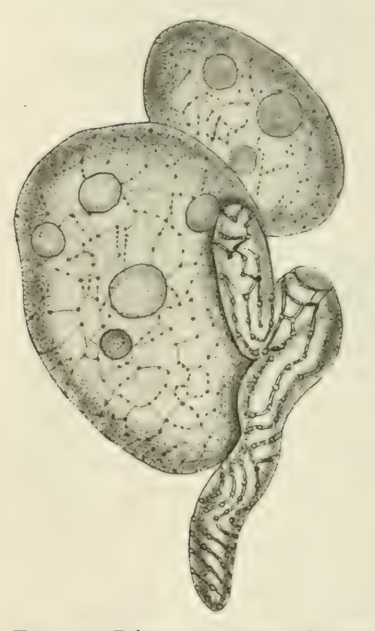


Fig. 22. *Lilium auratum*. ♂ Kerne in Kontakt mit den beiden „Polkernen" des Embryosacks. Vergr. 1260. (Nach BLACKMAN und WELSFORD.)

Abgesehen von solch extremen Formveränderungen sind vielfach Kerne beschrieben und abgebildet worden, bei denen es sich nur um „amöboide" Gestaltung handelt. Wir erinnern uns jetzt daran, daß wir deren Formumgestaltungen bereits streiften. Seit BERTHOLDS (1886) Ausführungen pflegen wir sie kausalmechanisch mit der veränderten Oberflächenspannung bestimmter Teile ihrer Peripherie zu erklären, und es würde naheliegen, bei größerem Ausmaß der Umwandlung einen besonders starken Stoffaustausch zwischen Karyo- und Cytoplasma zu postulieren. Es ist denn auch sicherlich kein Zufall, daß wir eine ausgeprägte Amöboidie der Kerne in erster Linie in „lebhaft funktionierenden" Zellen wahrnehmen. Später (Kap. 4a) werden wir das alles näher ausführen. Jetzt wollen wir mehr eine Generalübersicht der morphologischen Erscheinungen vornehmen. KOHL (1897) hat schon vor mehr als 20 Jahren experimentell gezeigt, daß in den Blattzellen von *Helodea canadensis* oder den Staminalhaaren von *Tradescantia virginica*, die mit Asparaginlösungen in Berührung gebracht werden, recht rasch die gewohnte Kernform aufgegeben wird. Kernform und Zellfunktion beeinflussen sich wohl häufig gegenseitig. Ich verweise da auf ein von GRÜN (1913) gegebenes Beispiel, in dem bei Lebermoosen die Archesporzellen und die Schwesterzellen, die zu „Elateren" werden, fast unmittelbar nach ihrer „Determinierung" einen starken Wechsel in der Kernform erkennen lassen. In Fig. 23a sehen wir den Beginn dieser Veränderung: der Kern beginnt sich zu strecken. Und in Fig. 23b haben wir dann ein weiteres Entwicklungsstadium zu einer Zeit, in der sich die Stellen der späteren Cellulose-Verdickungen in Form einer be-

sonderen Cytoplasmaorientierung schon bemerkbar machen: Form und Struktur der Nuclei sind nun gegen vorher weitgehend anders geworden.

Hier ist freilich noch keine Amöboidie, aber es bedeutet nur einen Schritt weiter, wenn mit der neuen Kernform auch dieses Anzeichen für einen stärkeren Metabolismus erreicht wird. Nur darf man nicht kritiklos vorgehen und nun jedesmal bei Amöboidie auf besonders starke Wechselbeziehungen zwischen Kern und Cytoplasma schließen. Es kann sich zuweilen nur um Altersstadien der Kerne handeln, die ähnlich amöboid aussehen, aber irreversibel sind. Im Einzelfalle mag freilich die Entscheidung nicht immer leicht sein, wenn man nur die gefärbten Präparate sieht. Doch ist es wohl sicher, daß wir senile Nuclei vor uns haben, wenn wir an die Funde von TREUB (1880b) aus dem Parenchym in der Nähe der Leitbündel von *Ophioglossum* oder *Botrychium* denken, oder an die von JOHOW (1880, 1881, Sp. 747) und ZIMMERMANN (1896, S. 13) aus dem Mesophyll von *Sempervivum*, von ZIMMERMANN auch aus der Blattepidermis von *Allium*, von STRASBURGER (1880b), JOHOW (1880, 1881), SCHÜRHOFF (1917) usw. aus den Internodien von *Tradescantia* und andern Monocotylen, von AFZELIUS (1916, S. 193) aus dem Endosperm bei *Paphiopedilum* usw. usw.

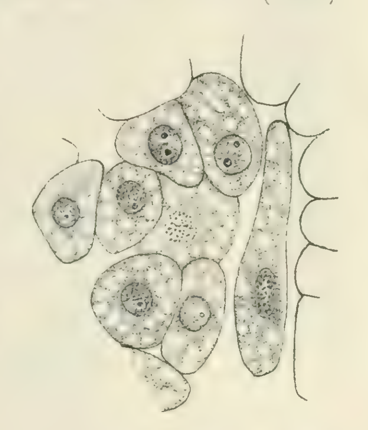


Fig. 23a. *Treubia insignis.* Archesporzellen und ganz junge Elatere, in der der Kern schon eine längliche Form anzunehmen beginnt. Vergr. 650. (Nach GRÜN.)

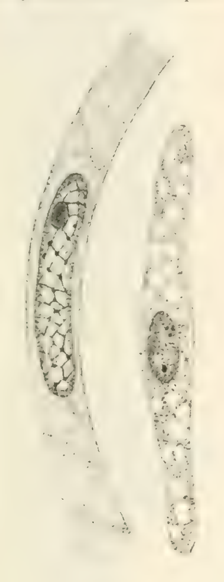


Fig. 23b. *Treubia insignis.* Kern der Elateren weiter differenziert.

Besonders gewaltige Kernveränderungen ähnlicher Natur haben wir auch bei Florideen (SCHILLER 1911, Fig. 24) oder Characeen (JOHOW 1881, STRASBURGER 1908a) (vgl. auch Fig. 2). Alle diese Nuclei werden unter Umständen bis zur Abschnürung einzelner Teile, d. h. bis zur sogenannten „Amitose“ (vgl. Kap. 7), kommen können, obgleich das nicht die Regel zu sein braucht.

Bei eigentlich „metabolischen“ Kernen pflegt ein so tiefer Eingriff in das Leben des Kernes nicht einzusetzen. Die Amöboidie kann hier vielmehr nach Aufhören des sie veranlassenden Reizes wieder ganz zurückgehen. In einem späteren Kapitel (Kap. 4a) werden wir die Art und Weise des Funktionierens dieser Nuclei ausführlicher kennen lernen. Hier interessieren uns ja zunächst nur die Formveränderungen. Und wir wollen auch nur an der Hand einiger Beispiele derartige charakteristische „transitorische Deformationen“ uns ansehen. Beginnen wir mit den Gallen.

Mit am seltsamsten gestalten sich hier die Kerne der Wirtspflanzen bei Anwesenheit von *Synchytrium.* v. GUTTENBERG (1909) beschreibt

anschaulich, wie bei *Mercurialis perennis* der riesenhaft angeschwollene Kern wiederholte Lappungen und Furchungen erfährt (Fig. 25). Von einer Stelle der Peripherie aus führt bald nach dem Kerninnern ein enger Kanal, der sich später noch öfter teilt und weitere Gänge in die übrigen Partien des Nucleus entsendet. So entsteht mit der Zeit ein „baumartig oder geweihartig verzweigtes Kanalsystem", das bald schwächer, bald stärker entwickelt ist. Wo ein Kern zwischen zwei Synchytrien liegt, waren entsprechend auch zwei Kanalsysteme zu sehen, „jedes von der einer Spore zugewendeten Seite ausgehend". Bei *Anemone nemorosa* sind die Kanäle weniger verzweigt, durchziehen aber gleichfalls zuweilen den ganzen Kern. Bei *Adoxa moschatellina* endlich war „die innere Durchfurchung des Kernes eine



Fig. 24. *Antithamnion plumula*. Stark in die Länge gezogene, leicht amöboide Kerne in älteren Zellen, rechts unmittelbar vor der Durchschnürung. Vergr. 700. (Nach SCHILLER).



Fig. 25. *Mercurialis perennis*. Kern einer Zelle, die von *Synchytrium Mercurialis* infiziert ist; er liegt zwischen zwei *Synchytrium*-Sporen und weist zwei „Kanalsysteme" auf. Das eine *Synchytrium* ist quer, das andere tangential vom Schnitte getroffen. Vergr. 1000. (Nach V. GUTTENBERG.)

so weitgehende, daß es oft unmöglich wird, das Kanalsystem in allen Teilen genau zu verfolgen". Die Kanäle enden hier nicht mit feinen Ausläufern, sondern münden in größere Blasen aus (Fig. 26). BALLY (1911, S. 116) fand die Kanäle bei dem Befall von *Synchytrium Taraxaci* nicht

so weit ins Kerninnere gegangen, wie v. GUTTENBERG, es waren hier vielmehr nur größere Einbuchtungen zu sehen. Dagegen zeigten sich wieder bei den Wirtszellen von *Plasmodiophora Brassicae* überall da, wo ein Parasit nahe dem Kerne lag, einfache Kanäle, die bis gegen die Nucleolen hin reichten (S. 117). Und MAIRE und TISON (1909, S. 237) sahen bei der verwandten *Sorosphaera Veronicae* bizarre Kernveränderungen im Sprosse von *Veronica*, OSBORN (1911) und KUNKEL (1915) bei *Solanum*, befallen von *Spongospora*.

Fig. 26. *Adoxa moschatellina.* Kern einer Zelle, die von *Synchytrium anomalum* infiziert ist. Sehr ausgesprochene „Kanalsysteme" in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Vergr. 1000. (Nach v. GUTTENBERG.)

Oft treten in Gallen Veränderungen am Wirtszellkern ein, die diesen in ein völlig gelapptes Gebilde verwandeln, ganz ähnlich wie wir ihn vorhin in alternden Geweben sahen. Solch „polymorphe" Nuclei finden sich z. B. nach v. GUTTENBERG (1905) bei *Capsella bursa pastoris*, infiziert von *Albugo candida*, und bei *Zea Mays*, infiziert von *Ustilago Maydis* (Fig. 27). Auch die Kerne in den „Riesenzellen" aller der Wurzeln, die von der Nematode *Heterodera radicicola* befallen sind, weisen solche Lappungen in gewissen Stadien auf (Fig. 28) (MOLLIARD 1900, TISCHLER 1901 b, usw.) und ebenso oft die Nuclei anderer tierischer Gallen (z. B. von *Phytoptus*: MOLLIARD 1897).

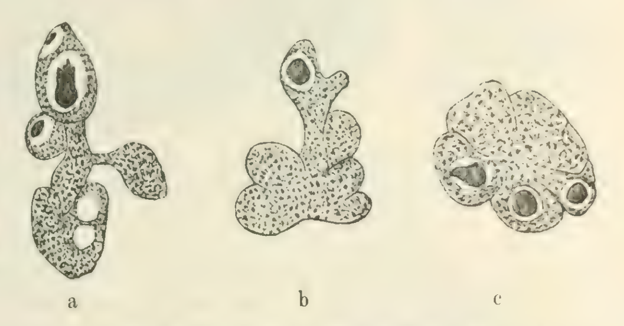


Fig. 27. *Zea Mays.* Kerne einer *Ustilago*-Galle. a und b aus der Epidermis der Innenseite, c aus dem Blattparenchym. Vergr. 1000. (Nach v. GUTTENBERG.)



Fig. 28. *Circaea lutetiana.* Polymorphe Kerne einer „Riesenzelle" des Pleroms, die durch Infektion der Wurzel seitens *Heterodera* entstanden ist. (Nach TISCHLER.)

Vergleichen lassen sich mit diesen Kernformen die bei Mykorrhizen (z. B. W. MAGNUS 1900, SHIBATA 1902 c, BURGEFF 1909) und den Leguminosen-Knöllchen (PARATORE 1899, 1901, STEFAN 1906, WENDEL 1917) beschriebenen. Aber im einzelnen gibt es da anscheinend spezifische Differenzen. Denn bei *Lathyrus tuberosus* konnten im Gegensatz zu den anderen Papilionaten fast gar keine Kernveränderungen beobachtet werden, bei *Pisum arvense*

waren selbst Anfänge von Einschnürung, ja bei *Medicago intertexta* deren völlige Durchführung zu sehen. Und bei *Galega officinalis* zeigten sich ähnlich den eben beschriebenen Synchytriumgallen kleine Kanäle, die ins Kerninnere führten.

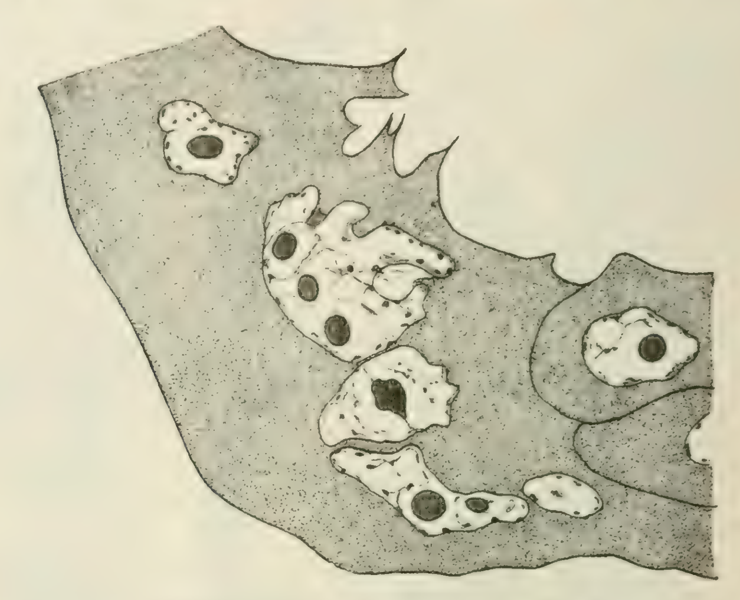


Fig. 29. *Commelina coelestis.* Periplasmodium. Die Kerne zeigen starke amöboide Veränderungen. Vergr. 1200. (Nach TISCHLER.)



Fig. 30. *Tropaeolum maius.* Kern einer älteren Suspensorzelle mit stärkeren amöboiden Fortsätzen. (Nach WÓYCICKI).

In der normalen Ontogenese eines Individuums sind gewisse „mit lebhaftem Stoffwechsel“ versehene Zellen in ähnlicher Richtung verändert. Die Tapetenzellen der Pollensäcke oder die Periplasmodien (Fig. 29), die Suspensoren des jungen Embryo (Fig. 30, 31), die vor der Befruchtung tätigen Antipoden (Fig. 32) oder die nach der Befruchtung „arbeitenden“ Embryosackhaustorien (Fig. 33, 34), die Kleberschicht im reifenden Samen, aber auch sonst zahlreiche Drüsengewebe liefern hierfür Beispiele. Ebenso können Exkretzellen solch pseudopodiale Kernlappungen besitzen. MOLISCH (1918) beschreibt dafür einen Fall bei der Commelinacee *Campelia Zanonia* (Fig. 35), bei der nur die Zellen, die Kieselkörper absondern, in ihrer Jugend stark amöboide Nuclei haben, während alle Zellen ohne Exkret die gewohnten kugeligen Kerne besitzen. Auch die isolierten Zellen von *Saccharomyces* (vgl. z. B. KOHL 1908, S. 10) wie die Conidiophore vor dem Absondern der Conidien bei *Empusa* (OLIVE 1906), die Zellen der parasitischen Alge *Phyllosiphon*

Arisari (BUSCALIONI 1898b), die zum Prothallium auswachsenden Sporen der Gefäßkryptogamen (s. z. B. COKER 1903a, STRASBURGER 1907a, S. 136), die Pollenkörner vor oder nach ihrem Auswachsen zum Pollenschlauch in den vegetativen Kernen (ELFVING 1879, E. OVERTON 1891, ZIMMERMANN 1896, GUIGNARD 1901d, 1902a, WYLIE 1904, COULTER und LAND 1905, WÓYCICKI 1911, BEER 1911, WELSFORD 1914, KIEHN 1917 usw.) (s. a. oben S. 12), die jungen Cotyledonen und Endosperme bei *Euphorbia characias* (MALTE 1908) oder *Tricyrtis hirta* (IKEDA 1902) zeigen ganz ähnliche „Kernpolymorphie".



Fig. 31. *Capsella bursa pastoris.* Teile zweier Kerne aus der „Schlauchzelle" des Embryosuspensors, welche beträchtliche Amöboidie zeigen. (Nach ROSENBERG.)

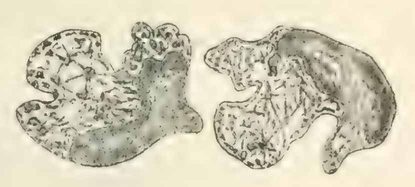


Fig. 32. *Hypecoum procumbens.* Antipodenkerne ausgesprochen amöboid. — Degenerationsbeginn. Vergr. 600. (Nach HUSS).

Relativ selten scheinen sich die Kerne der Eizellen nach gleicher Richtung zu verändern, trotzdem in ihnen ein starker Stoffwechsel zu postulieren ist, denn sie werden „ergastisches" Material, im Tierreich „Dottersubstanzen" genannt, zu produzieren haben. Ich erwähne als Beispiele die Alge *Cystosira barbata* (NIENBURG 1910, S. 170), die Farne *Aspidium* und *Adiantum* (THOM 1899), die Gymnosperme *Pseudotsuga Douglasii* (LAWSON 1909), wo es ausgesprochener der Fall ist. Tierische Eizellen scheinen Kernamöboidie im großen und ganzen häufiger als pflanzliche zu zeigen (vgl. E. B. WILSON 1900, S. 125).

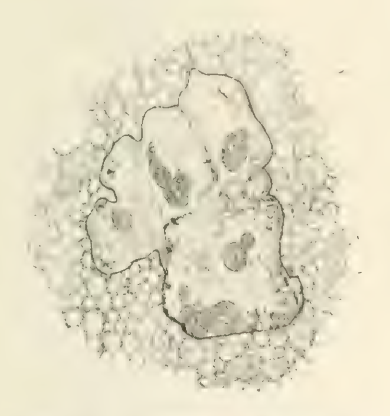


Fig. 33. *Veronica chamaedrys.* Hypertrophierter und amöboider Kern des „Mikropylar-Haustoriums". Vergr. 520. (Nach SCHMID.)

Höchst sonderbar ist eine Angabe, die vor langen Jahren gemacht und seitdem nie verifiziert wurde. Es handelt sich um den Kern von „*Amoebochytrium rhizioides*", von dem ZOPF (1890, S. 378) berichtet, daß die amöboide Veränderung oft so weit gehe, „daß sich der Kern schnell und bedeutend in die Länge zieht, um sich im nächsten Augenblick wieder zur Kugelform zu kontrahieren, oder daß er plötzlich eine tiefe Striktur erhält, die im nächsten Moment wieder völlig geschwunden sein kann." Da der Nucleus sich auch durch

seine Größe auszeichnet, wird bei diesem oder einem verwandten Organismus die Abhängigkeit bestimmter Kernveränderung von äußeren Faktoren vielleicht in interessanter Weise zu demonstrieren sein. Daß z. B. niedere Temperaturen eine starke Polymorphie des Kernes begünstigen, erfahren wir für eine Alge *(Stigeoclonium)* durch O. HARTMANN (1918)[1]) und für höhere Pflanzen durch HOTTES (mitgeteilt von SCHRAMMEN 1902), SCHRAMMEN (1902) und GEORGEWITSCH (1910b). Und CAVARA (1905) gab an, daß die Kerne des Blattparenchyms bei *Scilla bifolia* sonderbar lappig wurden, die unter einer Schneedecke hervorgewachsen waren. Ferner sei auch daran erinnert, daß in den hydropischen Zellen der Intumescenzen von *Populus, Hibiscus* usw. gleiche Amöboidie gesehen wurde (MISS DALE 1906, S. 245).



Fig. 34. *Empetrum nigrum.* Polymorpher Kern eines „Mikropylar-Haustoriums". Vergr. 710. (Nach SAMUELSSON.)

All die im vorstehenden gebrachten Beispiele sollen wie gesagt noch nichts Erschöpfendes bieten, denn es wäre offenbar sehr einseitig, wenn wir ein „Verständnis" allein aus der Betrachtung der äußeren

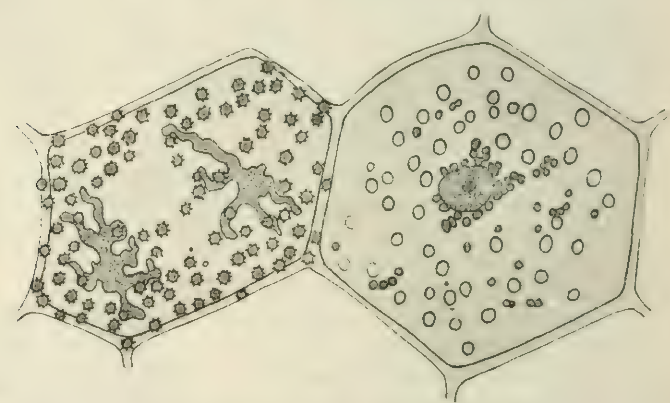


Fig. 35. *Campelia Zanonia.* Zwei Epidermiszellen eines jungen Blattes in Flächenansicht. Die Zelle links mit den Kieselkörperchen enthält zwei amöboide Nuclei, die rechtsgelegene Zelle ohne Exkretstoffe, ist mit kugeligem Kern versehen. Vergr. ca. 280. (Nach MOLISCH.)

Form deduzieren wollten. Es war mir an dieser Stelle nur wichtig, darauf hinzuweisen, wo wir überall nach so starken — und dabei transitorischen — Abweichungen von der Kugelform zu suchen haben und in welchem Maße wir sie da antreffen.

Wir wenden uns jetzt zu der Frage, welches die Kerngrößen in den einzelnen Gewebeformen der Pflanzen sind. Zunächst wollen wir dabei ganz ohne den Versuch der Analyse, eine größere Anzahl von Messungen bringen, damit wir einen Überblick darüber erhalten, wie weit die Differenzen dabei gehen. Wir wollen alle Klassen des Pflanzenreichs möglichst gleichmäßig berücksichtigen, nur die Monokotylen seien als „Beispiel" besonders ausführlich behandelt, da wir hier selbst die „systematische Verwertbarkeit" der Kerngröße diskutieren werden.

[1]) In der Wärme war hier der Kern kugelig, in der Kälte nahm er „ungemein komplizierte Gestalt an".

I. Flagellaten			
Bodo caudatus	Schwärmer	4 μ	DANGEARD 1910a
Cryptomonas ovata	„	10 μ	„ 1910a
Scytomonas pusilla	„	2 μ	„ 1910a
Peranema trichophorum	„	10—12 μ	„ 1910a
Euglenopsis vorax	„	3—4 μ	„ 1910a
Euglena Ehrenbergii	„	40—45 : 20—30 μ	CL. HAMBURGER 1911
II. Peridineen			
Ceratium hirundinella	Schwärmer	7—8 : 5—5,7 μ	O. HARTMANN 1914
Oxyrrhis marina	„	9—11 : 6—7,5 μ	SENN 1911
III. Diatomeen			
Pinnularia viridis	vegetative Zelle	13 μ	CARNOY 1884
Rhopalodia gibba	„ „	8 : 3—5 μ	KLEBAHN 1896
IV. Conjugaten			
Closterium Ehrenbergii	vegetative Zelle	37—66 (!) μ	V. WISSELINGH 1910
„ *acerosum*	„ „	27—38 μ	„ 1912a
Zygnema spec.	„ „	78 : 26 μ	V. NEUENSTEIN 1914
Mougeotia scalaris	„ „	11—13 μ	O. HARTMANN 1918
Spirogyra nitida	„ „	15—18 μ	NĚMEC 1899b
„ *setiformis*	„ „	27—31 μ	V. WISSELINGH 1910
„ *crassa*	„ „	40—44 μ	„ 1910
Cylindrocystis Brebissonii	„ „	10 μ	KAUFFMANN 1914
„ „	Zygote	5 μ (!)	„ 1914
V. Chlorophyceen			
Polytoma uvella	junge Schwärmer	2—5 μ	FRANCÉ 1894, ENTZ 1918
„ „	Zyste	6 μ	FRANCÉ 1894
Haematococcus pluvialis	vegetative Zelle	bis 8 μ	WOLLENWEBER 1908
Coelastrum microsporum	„ „	4—5 μ	SENN 1899
Pediastrum Baryanum	„ „	2 μ	ASKENASY 1888
Characium Sieboldi	„ „	0,75—1,5 μ	G. M. SMITH 1916a
Microspora amoena	„ „	7,3 μ	V. NEUENSTEIN 1914
Draparnaldia spec.	„ „	2,5 μ	„ 1914
Oedogonium Boscii	„ „	9 μ	KLEBAHN 1892
„ „	Antheridium	6—8 μ	„ 1892
„ „	Oogonium	9—11 μ	„ 1892
Cladophora glomerata	vegetative Zelle	5,5—7,4 μ	STRASBURGER 1880a
Spaeroplea annulina	„ „	3,5—4,5 : 2—3 μ	KLEBAHN 1899
„ „	Spermatozoid	1 μ	„ 1899
Dictyosphaeria favulosa	vegetative Zelle	6—8 : 4—5 μ	ARNOLDI 1913
Acetabularia caraibica	veg. Zelle („Schirmstrahlen")	5 μ	„ 1912a
Vaucheria racemosa	vegetative Zelle	2,3—2,6 μ	KURSSANOW 1911b
„ *terrestris*	„ „	4—4,6 μ	„ 1911b
Phytophysa Treubii	„ „	1,5 μ	WEBER VAN BOSSE 1880
„ „	Spore	1,8 μ	„ 1880
VI. Charales			
Chara spec.	Stamm-Scheitelzelle	21 μ	KAISER 1896[1])
„ „	Stammknoten	16 μ	„ 1896[1])
„ „	Blattknoten	10—11 μ	„ 1896[1])
Nitella syncarpa	Stielzelle d. Oogons	40—50 μ	A. ERNST 1901a
VII. Phaeophyceen			
Stypocaulon scoparium	Scheitelzelle	30—40 μ	SWINGLE 1897
„ „	Rindenzelle	3—4 μ	„ 1897
Streblonema longiseta	Thallus	2—4 μ	ARNOLDI 1909
Chorda filum	„Parenchym"	4—5 μ	KYLIN 1918
„ „	„Hyphengewebe"	3—4 μ	„ 1918

[1]) In fixierten Präparaten erschienen die Kerne öfters erheblich kleiner, die sämtlichen Angaben beziehen sich auf den ganzen vom Cytoplasma nicht eingenommenen „Kernraum".

Fucus serratus	Spermatoz. Mutterzelle	2,1—2,3 µ	KYLIN 1916 b
„ „	reifes Spermatozoid	2,4—2,6 : 2,0—2,2 µ	„ 1916 b

VIII. Rhodophyceen

Griffithsia Bornetiana	junge Keimpflanze	1—2 µ	J. F. LEWIS 1909
„ „	ältere Thalluszelle	2—3 µ	„ 1909
„ „	Auxiliarzelle	6,5 µ	„ 1909
„ „	Tetraspor. Mz. („Synapsis")	8 µ	„ 1909
„ „	junge Sporenzelle	4—6 µ	„ 1909
Martensia fragilis	vegetative Zelle	1 µ	SVEDELIUS 1908
„ „	Basalzelle d. „Gonimoblasten"	30—40 µ	„ 1908
„ „	Tetraspore	6—8 µ	„ 1908
„ „	Karpogonidie	6 µ	„ 1908

IX. Myxomyceten und Plasmodiophoraceen

Dictydium umbilicatum	Plasmodium	2 µ	JAHN 1901
Badhamia utricularis	„	2,5—5 µ	LISTER 1893
Trichia fallax	„	3,5 µ	STRASBURGER 1884 c
Lycogala epidendrum	Spore	2—3 µ	VONWILLER 1919
Spongospora subterranea	Plasmodium	5 µ	OSBORN 1911
Sporomyxa Scauri	„	7—8 µ	L. LÉGER 1908

X. Phycomyceten (inkl. der Chytridiales)

Chrysophlyctis endobiotica	„Initialzelle", „Primärkern"	16 - 23 µ	PERCIVAL 1909
„ „	„sekundäre Kerne"	4, doch auch 6—10 µ	„ 1909
Synchytrium Puerariae	„Initialzelle"	70 : 52 µ	KUSANO 1909 b
„ *Taraxaci*	„ Primär-Kern	ca. 14 µ	DANGEARD 1889, 1890 b, ROSEN 1893, RYTZ 1917
„ „	„ Sekundär-Kern	3—4 µ	DANGEARD 1889, 1890 b
„ „	„ „	1—2 µ	LOEWENTHAL 1905
„ *Succisae*	„ Primär-Kern	15—18 µ	RYTZ 1907
„ „	Dauerspore	9—15 µ	„ 1907
Polyphagus Euglenae	Zoospore	4 µ	DANGEARD 1900 e
„ „	Mycel-„Ampulle"	15 µ	„ 1900 e
Mucor spec.	vegetatives Mycel	bis < 1 µ	V. ISTVÁNFFY 1895, M. LÉGER 1895 a, F. MOREAU 1913 a
„ „	Zygote	4—5 µ	M. LÉGER 1895 a
Phycomyces nitens	veget. Mycel	1—1,6 µ	ZIMMERMANN 1896, BURGEFF 1915
„ „	Zygote	6—7 µ	„ 1915
Chaetostylum Fresenii	veget. Mycel	bis 10 µ	F. MOREAU 1913 a
Entomophthora gloeospora	„ „	bis 12 µ	VUILLEMIN 1887
„ „	„Azygospore"	3—5 µ	„ 1900
Empusa spec.	veget. Mycel	7—9 µ	E. W. OLIVE 1906
Basidiobolus ranarum	„ „	3—4 µ	EIDAM 1887
„ *lacertae*	„ „	4—6 µ	LOEWENTHAL 1903
Monoblepharis spec.	„ „	2 µ	LAGERHEIM 1900
Saprolegnia ferax	„ „	1,5—3 µ	STRASBURGER 1880 a

XI. Eumyceten

Penicillium „glaucum"	veget. Mycel	0,5—2 µ	GUÉGUEN 1899 a
Venturia inaequalis	„ „	0,75 µ	KILLIAN 1917
„ „	Perithecium-Hyphen	3 µ	„ 1917
„ „	askogene „	1,5 µ	„ 1917
Collema pulposum	vegetatives Mycel	1,2—2,5 µ	FR. M. BACHMANN 1913
Pyronema confluens	Askogon	2,5 µ	DANGEARD 1907
Verpa bohemica	primärer Ascuskern	bis 16 µ	KOMARNITZKY 1914
Thelebolus stercoreus	„ „	5,2—5,6 µ	RAMLOW 1906
Humaria rutilans	sekundärer „	14 : 8 µ	FRASER 1907 a
Galactinia succosa	„ „	4 : 6 bis 11 : 13 µ	MAIRE 1905 b
Saccharomyces cerevisiae	vegetative Zelle	1,7—2 µ	GUILLIERMOND 1903 b
Dematium spec.	„ „	1—2,5 µ	„ 1903 b
Dipodascus albidus	„ „	2 µ	DANGEARD 1907
Endomyces Magnusii	„Oidien"	2,5—3 µ	„ 1907
Monascus Barkeri	vegetatives Mycel	1,5 µ	„ 1907

Puccinia Buxi	Teleutospore (nach Fusion)	5 μ	DANGEARD und SAPPIN-TROUFFY 1893
Melampsora farinosa	„ „	8 μ	„ „ 1893
Puccinia Peckiana	Aecidium-„Palisaden" = Gameten	8 μ	KURSSANOW 1910
Armillaria mellea	Lamellenhyphen	·1 μ	RUHLAND 1901
Amanita porphyria	vegetatives Mycel	5—6 μ	ROSENVINGE 1886
Nidularia pisiformis	„ „	1—1,5 μ	FRIES 1911 a
Cyathus olla	Basidie (vor Fusion)	2 μ	MALINOWSKI 1913
Stropharia stercorea	„ (nach „)	4—5 μ	WAGER 1892
XII. Bryophyten			
Marchantia polymorpha	junge Brutknospe	3 μ	ZIMMERMANN 1896
Targionia hypophylla	Eizelle	10 μ	GAYET 1897
Sphagnum papillosum	„	20 μ	„ 1897
Polytrichum commune	Protonema	4,5 μ	A. MEYER 1920
Funaria hygrometrica	junge Kapselwand	3—4 μ	ZIMMERMANN 1896
Brachythecium velutinum	Peristom (n. d. Verdickg.)	8 μ	v. DERSCHAU 1900
Barbula muralis	Sporen-Mutterzelle	6—7 μ	BOUCHERIE 1913
XIII. Filicales			
Asplenium Fabianum	Wurzel	14 μ	STRASBURGER 1893 b
Pteris aquilina	Blatthaare	8 μ	CARNOY 1884
„ *tremula*	reifes Archespor	14,5 μ	CALKINS 1897
Blechnum Petersoni	Spermatozoid-M.-Zelle	8 μ	ZIMMERMANN 1896
„ „	Eizelle	12 μ	„ 1896
Marsilia Drummondii	Prothallium	13 μ	STRASBURGER 1907 a
„ „	Eizelle	31 μ	„ 1907 a
„ *elata*	Prothallium	8 μ	„ 1907 a
„ „	Eizelle	17 μ	„ 1907 a
Salvinia natans	Mikrospore	8 μ	ARNOLDI 1910
„ „	Makrospore	20 μ	„ 1910
„ „	♀ Prothallium („Furchungsbeginn")	10 μ	„ 1910
Azolla caroliniana	Wurzel	6 μ	NĚMEC 1900
Botrychium spec.	Periplasmodium	8—20 μ	CARDIFF 1905
Helminthostachys ceylanica	„	11 : 13 μ	BEER 1906 a
Ophioglossum reticulatum	„	20 μ	BURLINGAME 1907
XIV. Equisetales			
Equisetum arvense	Wurzel und Stamm	ca. 13 μ	STRASBURGER 1893 b
„ „	Archespor	17 μ	BEER 1913
XV. Lycopodiales, Psilotales und Isoetales			
Lycopodium complanatum	Stamm-Veget. Punkt	5,5 μ	STRASBURGER 1893 b
„ *clavatum*	„ „ „	6,5 μ	„ 1893 b
„ *Selago*	„ „ „	11 μ	„ 1893 b
Selaginella Martensii	Blatt	3 μ	ZIMMERMANN 1896
„ „	Tapetenzelle	3 μ	„ 1896
„ „	Makrospor.-M.-Zelle	5—6 μ	ZIMMERMANN 1896 und FITTING 1900
„ *spinulosa*	„ „	10 μ	FITTING 1900
Psilotum triquetrum	Stamm-Veget. Punkt	18 μ	ZIMMERMANN 1896
„ „	Archespor	15—30 μ	KARSTEN 1893 b
Isoetes lacustris	Makrospor.-M.-Zelle	24—18 μ	FITTING 1900
XVI. Gymnospermen			
Cycas revoluta	Spermatozoid, jung	60 μ	IKENO 1898 b
„ „	„ reif	140—170 μ	MIYAKE 1906
Zamia floridana	veget. Zelle im Pollenschlauch	8 : 5 μ	WEBBER 1901
„ „	Spermatozoid, jung	20—22 : 12—13 μ	„ 1901
„ „	Eizelle	467 : 553 μ	„ 1901
Dioon edule	Eizelle 500—600 μ, einmal	1475 : 380 μ	CHAMBERLAIN 1906
Gingko biloba	Prothallium	8—13,5 μ	CAROTHERS 1907
„ „	Eizelle	92—94 μ	HIRASE 1895
„ „	Proembryo	20 μ	ARNOLDI 1903
„ „	Embryo	8—10 μ	„ 1903

Taxus baccata	Stamm-Veget.-Punkt	9 μ	Strasburger 1893 b
„ „	Blatt	7 μ	Zimmermann 1896
„ „	Markstrahlzelle	9 : 10,5 μ	Schorler 1883
Pinus Laricio	Stamm-Veget.-Punkt	14 μ	Strasburger 1893 b
„ *silvestris*	Markstrahlzelle	13,5—15 μ	Schorler 1883
Tsuga canadensis	„	7,5 : 8 μ	„ 1883
Juniperus communis	junge Poll.-M.-Zelle	12 μ	Norén 1907
„ „	Pollenkorn	6 μ	„ 1907
„ „	veget. Kern d. Pollenschlauchs	35 – 37 μ	„ 1907
„ „	reifer ♂ Kern	25 μ	„ 1907
„ „	Eizelle	35—38 μ	„ 1907
Podocarpus latifolius	„	25 μ	Stiles 1912
„ *macrophyllus*	„	45—50 μ	„ 1912
Picea excelsa	„	100—120 μ	Miyake 1903 a
Abies balsamea	♂ Geschlechtskern	25 : 45 μ	Hutchinson 1915 b
„ „	Eizelle	80—120 μ	„ 1915 b
„ „	Zygote	100 μ	„ 1915 b
„ „	Proembryo	60 – 65 μ	„ 1915 b
Ephedra distachya	Stamm-Veget.-Punkt	13 μ	Strasburger 1893 b
Gnetum edule	Pollenschlauch, veget. Kern	9—11,5 μ	Karsten 1892
„ „	„ generat. Kern	1—4 μ	„ 1892
XVII. Dicotylen			
Viscum album	Stamm-Veget.-Punkt	14 μ	Strasburger 1893 b
Helleborus viridis	„	9 μ	„ 1893 b
Vicia Faba	„	11 μ	„ 1893 b
Dahlia variabilis	„	9 μ	„ 1893 b
Euphorbia Cyparissias	„	5 – 6 μ	Tischler 1921
Myosotis alpestris	„	3 μ	Strasburger 1893 b
Vicia Faba	Wurzel-Veget.-Punkt	11 μ	Němec 1910 a
Vigna Catjang	„	5—8 μ	„ 1910 a
Cucumis Melo	Wurzel-Plerom	4 : 6 μ	Molliard 1900
„ „	Wurz.-Plerom (nach Infekt. mit *Heterodera*)	12 : 16 μ	„ 1900
Quercus pedunculata	Stamm-Markstrahlzelle	2,3 : 6 μ	Schorler 1883
Robinia pseudacacia	„	1,5 : 3 μ	„ 1883
Fraxinus excelsior	„	1,5 : 15 μ	„ 1883
Stapelia spec.	Rindenparenchym	10 : 12 μ	Zimmermann 1896
Euphorbia Cyparissias	Rhizom-Markzelle	5—6 μ	Tischler 1921
Pinguicula alpina	Blattepidermis	27 : 37 μ	E. Russow 1881
Geranium dissectum	„	2 : 6 μ	Molliard 1897
„ „	Blattepidermis in „*Phytoptus*-Galle“	12 : 16 μ	„ 1897
Adoxa moschatellina	Blattepidermis	5 : 12 μ	v. Guttenberg 1909
„ „	Blattepidermis befall. v. *Synchytrium*	50-60 μ	„ 1909
Tilia spec.	Blatthaar	4—5 μ	Küster 1913
„ „	Blatthaar „*Erineum*“	9—12, ja 14,5 μ	„ 1913
Camellia japonica	Blattparenchym	4—6 : 6—8 μ	Cavara 1897
„ „	Blattparenchym „Idioblasten“	10 : 14 : 14-16 μ	„ 1897
Citrus aurantium	Blatt-Palisadenparenchym	4 – 5 μ	Zimmermann 1896
Euphorbia Cyparissias	„ „ u. Schwammpar.	4 μ	Tischler 1921
Tropaeolum maius	„ Parenchym (grün)	8 : 4,6 : 2,8 μ	A. Meyer 1917 b
„ „	„ „ (gelb)	5,3 : 4,6 : 2,7 μ	„ 1917 b
Cynomorium coccineum	Haustorium	15 μ	Baccarini 1908
Viscum album	„	16 μ	Zimmermann 1896
Rafflesia Rochusenii	Haustorium im Mark d. Wirtspfl.	12,4 μ	Schaar 1898
„ „	„ „ Phloëm d. „	25—31 μ	„ 1898
Helleborus viridis	Antherenwandung	9 μ	Zimmermann 1896
„ „	Pollen-Mutterzelle	15 μ	„ 1896
Nymphaea alba	♂ Archespor „Prosynapis“	12,6 μ	Lubimenko u. Maige 1907
„ „	„ „ „Synapsis“	16,7 μ	„ 1907
„ „	„ „ „Dyaden“	11,7 μ	„ 1907
„ „	„ „ „Tetraden“	7,6 μ	„ 1907
„ „	jung. Pollen vor der „3. Teilung“	10,4 μ	„ 1907
„ „	reifer Pollen, veget. K.	8,6 μ	„ 1907
„ „	reifer Pollen, generat. K.	7,6 μ	„ 1907

Primula elatior	Pollen. veget. K. d. größeren Staubbl.	5–7 μ	Tischler 1918c
„ „	„ gener. „ „ „ „	3–4 μ	„ 1918c
„ „	„ veget. „ „ kleineren „	3–5 μ	„ 1918c
„ „	„ gener. „ „ „ „	2,4–3,5 μ	„ 1918c
Mirabilis Jalapa	Embryosack-Mutterzelle	14 μ	„ 1908
Balanophora spec.	„ „	10–16 μ	A. Ernst 1914
Sambucus racemosa	„ „	25 μ	Lagerberg 1909
„ „	„ in „Diakinese“	30–38 μ	„ 1909
Gunnera macrophylla	Embryosack (1kernig)	15 : 18 μ	Samuels 1912
„ „	„ (16kernig)	6–9 : 9–12 μ	„ 1912
Oenone Imthurni	Eizelle	5–7 μ	Went 1910
Hippophaes rhamnoides	„	20 μ	Servettaz 1909
„ „	Synergiden	15–20 μ	„ 1909
Salix glaucophylla	Eizelle	8,3 μ	Chamberlain 1897a
„ „	Synergiden	6,3 μ	„ 1897a
„ „	sekund. Embryosack	10,6 μ	„ 1897a
Caltha palustris	Antipoden	bis zu 28 : 30 μ	Huss 1906
Eranthis hiemalis	„	„ „ 35–40 μ	„ 1906
Hypecoum procumbens	„	„ „ 30 : 50 μ	„ 1906
Lamium amplexicaule	Endosperm	ca. 5 μ	Billings 1910
Rhipsalis gonocarpa	„	8–10 μ	d'Hubert 1896
Caltha palustris	„	10–25 : 15–40 μ	Huss 1906
Corydalis lutea	„	12–14 μ	Tischler 1921
Ficus Carica	„	6–10 μ	„ 1921
Corylus Avellana	„	4,2 μ	Koeppen 1887
Lupinus spec.	„	bis zu 300–500 μ (!)	Buscalioni 1888a
Digitalis purpurea	Endosp., Mikropyl.-Haustorium	bis 18:25 μ	Schmid 1906
Pedicularis verticillata	„	60–65 : 120–130 μ	„ 1906
Buddleia curviflora	Endosperm-Haustor.	15–20 : 30–40 μ	Dop 1913a
Hypericum calycinum	Parenchym d. Fruchtknotenwandg.	5–6 μ	Tischler 1921
Adoxa moschatellina	Fruchtfleischparenchym	9–20,5 μ	Lagerberg 1909
„ „	Steinschale d. Frucht	bis 2,9 : 46,8 μ	„ 1909
Cucurbita Pepo	Fruchtfleischparenchym	10–15 μ	Matruchot und Molliard 1903

XVIII. Monocotylen

Im Gegensatz zu den bisher angegebenen Kerngrößen ist es uns hier durch die Arbeit von Frl. Klieneberger (1917) möglich, etwas systematischer durchgeführte Untersuchungsresultate zu geben. Die Autorin hat nämlich an einer größeren Reihe von Gramineen, Cyperaceen, Liliifloren und Scitamineen Vergleiche der Nuclei sowohl bei verschiedenen Geweben einer einzelnen Art wie zwischen den entsprechenden Kernen verschiedener Spezies vorgenommen. Es braucht nicht erst gesagt werden, daß wir aus der Fülle der vorliegenden Messungen noch mehr eine Auswahl treffen müssen als bei den vorher behandelten Pflanzenklassen. Wir wollen die genannten Familien resp. Ordnungen vorannehmen, uns aber nicht auf die Wiedergabe der Messungen von Frl. Klieneberger beschränken. Beispiele für Kerngrößen aus den von ihr nicht untersuchten Familien werden wir dann zum Schluß folgen lassen.

Gramineen

Kliënebergers Résumé (S. 246) lautet hier: „Die Gramineen zeigen im großen und ganzen übereinstimmende Kerngröße. Doch kommen unter ihnen auch sich etwas abweichend verhaltende Gattungen vor. Am niedrigsten ist die Kerngröße im embryonalen Gewebe von *Oryza*. Sie beträgt dort 2,9 μ. Bei *Andropogon, Bromus, Anthoxanthum* ist der Kerndurchmesser am Vegetationspunkt 4 μ groß. Bei *Panicum* beträgt er 4,5 μ. Bei *Arundinaria, Avena sativa, Triticum, Secale, Hordeum* und *Elymus* ist ein Kerndurchmesser von 5–7 μ im embryonalen Gewebe vorhanden. In der Blattepidermis beträgt die Kerngröße bei *Arundinaria, Zea, Triticum, Secale, Hordeum* und *Avena* 5—9 μ. Im Parenchym werden bei *Arundinaria, Zea* und *Avena* Werte von 9 bis 12 μ erreicht.“

Von Einzelwerten für ein und dieselbe Spezies seien angeführt:

Zea Mays	Wurzelvegetationspunkt	6 μ	Rosen 1896
„ „	„ , etwas weiter entfernt	10,5 μ	„ 1896
„ „	„ , Gefäßanlagen nahe dem Veget. Punkt	6,7 : 9 μ	Němec 1910a
„ „	„ , in 2 cm Entfernung	16,2 : 27 μ	„ 1910a

Zea Mays	Blattepidermis	5,2—7,2 μ	KLIENEBERGER 1917
„ „	„Nebenzellen“ d. Spaltöffnungsapp.	4,5 μ	„ 1917
„ „	„Kurzzellen“ der unteren Epidermis	3,1 μ	„ 1917
„ „	junges Halmparenchym	9,1—10,4 μ	„ 1917
„ „	altes „	12,8 μ	„ 1917
„ „	Meristem der ♂ Blütenanlage	5,2 μ	„ 1917
„ „	junge Anthere-Connectiv	4,5 μ	„ 1917
„ „	„ fibröse Schicht	3,9 μ	„ 1917
„ „	„ Tapetenzellen	5,2 μ	„ 1917
„ „	„ Pollen-Mutterzellen	7,8 μ	„ 1917

Schließlich sei noch auf folgende Messungen hingewiesen:

Bromus mollis	Leitbündel d. Stammes	bis 2 : 52 μ	BAYLISS 1912
Phragmites communis	Pollen-Mutterzelle	8—10 μ	TISCHLER 1918d
Hordeum hexastichum	Eizelle	28 μ	RACIBORSKI 1893c
„ „	Antipoden	bis 16 μ	„ 1893c

Cyperaceen

Nach KLIENEBERGER (1917) sind hier die Kerne durchschnittlich etwas kleiner als bei den Gräsern. Sie maßen im embryonalen Gewebe zwischen 2,6—3,9 μ. In der Blatt-Epidermis stiegen die Werte auf 4—6 μ. Für *Carex aquatilis* gibt STOUT (1913) die Kerngröße im Meristem aber auf 4,5—6,8 μ, für das ♂ Archespor auf 4—5,2 μ an.

Bromeliaceen

Die Familie erwies sich als „außerordentlich einheitlich“. In den embryonalen Zellen hatten die untersuchten Gattungen *Lamprococcus*, *Billbergia*, *Tillandsia* einen Kerndurchmesser von 3,5—5 μ. In der jungen Epidermis beträgt die Kerngröße etwa 5—7 μ. Die ausgebildeten Epidermiszellen weisen Werte von 2,5 bis höchstens 9,5 μ auf. In den Parenchymen sind 7—8 μ Kerndurchmesser das gewöhnliche. Doch können bis 11 μ Durchmesser in den Wassergeweben erreicht werden.“

Juncaceen

KLIENEBERGER hat hier nur *Juncus* und *Luzula* untersucht. Im embryonalen Gewebe maß sie die Kerne zwischen 2,6—3,9 μ. In der ausgewachsenen Blattepidermis sowie im Blattparenchym betrug die Kerngröße 5—6,5 μ.

Liliaceen

Die Familie ist nach KLIENEBERGER karyologisch nicht einheitlich. Von den Colchiceen hat *Tricyrtis* am Vegetationspunkte Kerne von 5—6 und *Uvularia* solche von 8—9 μ. In der Blattepidermis steigt die Kerngröße bei *Tricyrtis* auf 10 μ, bei *Uvularia* ist sie etwas größer. „Auffallend ist, daß bei den beiden Pflanzen im embryonalen Gewebe ein viel größerer Unterschied der Kerngröße vorhanden ist als im ausgewachsenen Gewebe“. Von den Lilieen im engern Sinne scheinen ENGLERs (siehe ENGLER und GILG 1919) Unterfamilien der Allioideen und Lilioideen untereinander „gut übereinzustimmen“. Bei *Tulipa*, *Lilium*, *Scilla*, *Veltheimia*, *Urginea*, *Allium* und *Agapanthus* beträgt der Kerndurchmesser im embryonalen Gewebe 9—12 μ. „Auch in den ausgewachsenen Geweben herrscht gute Übereinstimmung. In den Epidermiszellen der Blätter hat der Kern einen Durchmesser von 11—17 μ. In den Parenchymen werden Werte von 17 μ, bei *Urginea* bis 20 μ erreicht. *Agapanthus* zeichnet sich in der Blattepidermis durch etwas kleinere Kerne aus.“ Die Gruppe ist wohl die karyologisch bestuntersuchte überhaupt. Von Einzelmessungen seien noch angeführt:

Allium Cepa	Stamm- u. Wurzel-Veg.-Punkt	9 μ	STRASBURGER 1893b
„ „	Wurzel-Veget.-Punkt	9, 11 : 9, 13 : 17 μ	NĚMEC 1898c
„ spec.	meristem. Gametophyten-Gewebe	15—20 μ	CHAMBERLAIN 1912a
„ *Porrum*	Leitbündelparenchym	160 : 3 μ	ZIMMERMANN 1896
„ *Cepa*	Pollen-Mutterzelle (Synapsis)	21 μ	H. SCHNEIDER 1914b
Lilium Harrisii	Stamm- und Wurzel-Veget.-Punkt	16 μ	STRASBURGER 1893b
„ *Martagon*	Embryosack (1 kernig)	20 : 30 μ	ZIMMERMANN 1896
„ *philadelphicum*	Eikern	10—12 μ	WENIGER 1918
„ *Martagon*	Embryosackwandbeleg	25 : 40 μ	ZIMMERMANN 1896
„ *excelsum*	Endosperm	20 μ	CARNOY 1884
Fritillaria imperialis	Blatt-Assimil.-Gewebe	16 μ	ZIMMERMANN 1896
„ „	Embryosackwandbeleg	25 : 50 μ	„ 1896
Hyacinthus orientalis	Wurzelspitze	20 μ	„ 1896

Hyacinthus orientalis	junge Epidermis	14 µ	ROSEN 1896
„ „	ausgewachsene Epidermis	20 µ	ZIMMERMANN 1896
„ „	Wurz.-Veg.-Punkt, Gefäßanlage	10,8:18,9 µ	NĚMEC 1910a
Gagea lutea	reife Eizelle	18—21 µ	„ 1912
„ „	♂ Kern innerhalb der Eizelle	10—17 µ	„ 1912
Ornithogalum stachyoides	Eizelle	35 µ	RACIBORSKI 1893c
„ „	sekund. Embryosack	45 µ	„ 1893c
Erythronium americanum	Embryosack-Mutterzelle	40—50 µ	J. H. SCHAFFNER 1901

Am eingehendsten sind aber die Kerngrößen vergleichend bei *Galtonia candicans* studiert (KIEHN 1917). Einige der Zahlen lauten:

Wurzelspitze . . . . ca.	10—13 µ	Parenchym der Fruchtknoten-Wandung	7 : 9 µ
„ haube	9 : 6 µ	Eizelle	8 : 11 µ
Blattepidermis	20 : 25 µ	Polkerne	12 : 17 µ
Assimilationszellen	7 : 11 µ	sekund. Embryosackkern . .	16 : 22 µ
Zentrales Spreiten-Parenchym	18 : 25 µ	Embryo im Samen (Epidermis)	7 : 8 µ
Siebteil-Parenchym	6 : 16 µ	Parenchym d. Keimpflanze .	18 : 22 µ
Zwiebelschuppen-Epidermis .	11 : 13 µ		
Blütenstandsachse	12 : 14 µ		

Von den sonstigen Lilieen hat KLIENEBERGER *Anthericum, Chlorophytum, Aloe, Phormium, Hosta* und *Dasylirion* karyologisch verglichen. Die Kerne des embryonalen Gewebes haben einen Durchmesser von 5,2—7,8 µ; er schwankt speziell bei *Anthericum, Chlorophytum, Hosta* und *Dasylirion* zwischen 5,2 und 6,5 µ, erreicht bei *Aloe* und *Phormium* nahezu 8 µ. Die Kerne sind also durchweg kleiner als bei der vorher behandelten Gruppe. „In den ausgebildeten Geweben ist die Kerngröße wechselnd. Bei *Chlorophytum, Aloe* und *Hosta* sind hier die Kerne verhältnismäßig groß. In der Epidermis der Blätter erreichen sie Werte von 13—15 µ, in den Parenchymen schwankt die Kerngröße zwischen 8 und 17 µ. Bei *Phormium, Dasylirion* und *Xanthorrhoea* sind in den ausgebildeten Geweben die Kerne kleiner. In der Epidermis der Blätter haben sie einen Durchmesser von 4—5 µ, in den Parenchymen von 8—10 µ.“ Die so geringe Größe der Nuclei bringt Frl. KLIENEBERGER mit dem xerophytischen Habitus der Pflanzen zusammen.

Bei *Aloe* sei noch speziell an die oben (S. 13) besprochenen sonderbaren Kernformen erinnert, nach MOLISCH (1899, 1901) maßen sie in den „Aloinzellen“ selbst bis 825 : 7 µ. Die Convallarieen (ENGLERs Dracaenoideen und Asparagoideen) zerfallen nach KLIENEBERGER „bezüglich der Kernverhältnisse in zwei Gruppen. Die Gattungen *Convallaria, Polygonatum, Aspidistra* und *Reineckea* zeichnen sich durch verhältnismäßig große Kerne vor den andern Convallariaceen aus. Die erstgenannten haben in den embryonalen Geweben einen Durchmesser von etwa 8 µ. In den ausgebildeten Geweben stimmen ihre Kerngrößen ebenfalls gut überein. Der Kerndurchmesser beträgt in der Epidermis der Blätter 9—13 µ. In den Parenchymen wurde eine Kerngröße von etwa 11 µ beobachtet. Kleinere Kerne haben *Asparagus, Ruscus, Yucca, Dracaena, Cordyline*. Am Vegetationspunkt besitzen die Kerne von *Asparagus, Yucca, Dracaena* und *Cordyline* einen Durchmesser von 4—6 µ. Auch in den ausgebildeten Geweben werden die Kerne hier nicht so groß wie in der ersten Gruppe. In der Epidermis der Phyllocladien erreicht *Asparagus* Werte von 10 µ. Bei *Dracaena, Cordyline* und *Yucca* haben die Kerne der Blattepidermis einen Durchmesser von 4—6 µ. In den Parenchymen betragen die Durchmesser 6—7 µ, bei *Asparagus* z. T. sogar 10 µ.“

Die Angaben über die beiden studierten Haemodoraceen und Iridaceen seien übergangen.

Amaryllidaceen

Hier sind karyologisch ebenfalls verschiedene Gruppen zu unterscheiden. „*Crinum, Haemanthus, Clivia, Pancratium, Zephyranthes, Narcissus, Hippeastrum* zeigen gute Übereinstimmung“. Das embryonale Gewebe, soweit es untersucht wurde, wies 8—11 µ große Nuclei auf. In der Blattepidermis maßen sie ca. 9 µ, im Parenchym 15—17 µ. „Viel kleinere Kerne haben *Hypoxis* und *Curculigo*. In der Epidermis beträgt hier der Kerndurchmesser 5—7 µ. Im Parenchym haben die Kerne Durchmesser von 6—9 µ. *Agave* und *Fourcroya* hatten im embryonalen Gewebe Kerndurchmesser von 5—6,5 µ. In der Epidermis der Blätter besitzen sie eine Größe von etwa 9 µ, im Parenchym von etwa 10 µ.“

Besondere Erwähnung verdienen wieder die „Fadenkerne“ (siehe S. 12) im Schleimsaft einiger Spezies: *Lycoris radiata, Galanthus nivalis* u. a. Bei ersterer

kommen neben Nuclei von 13 : 16 μ Größe alle nur denkbaren Größenübergänge vor, selbst bis zu solchen von 1510 μ Länge und 0,1—0,3 μ Breite.

Scitamineen

Die Kerndurchmesser des embryonalen Gewebes waren bei *Musa* ca. 5 μ, bei den andern Familien schwankten sie zwischen 3 und 6 μ. Von den Zingiberaceen betrug die Kerngröße „in der ausgewachsenen Blattepidermis bei *Amomum*, *Zingiber* und *Alpinia* nahezu übereinstimmend etwa 4,5 μ. Im großzelligen Parenchym des Blattstengels, des Rhizoms und der Wurzel erreichen die Kerne hier 6—7, ja in der Wurzel von *Zingiber* bis 9 μ". Bei *Canna indica* schwankte die Größe zwischen rund 4 μ (Epidermis der ausgewachsenen Blätter) und 10 μ (Rindenparenchym der Wurzel). Die untersuchten Marantaceen-Gattungen endlich (*Maranta*, *Stromanthe*, *Calathea* und *Phrynium*) zeigten Variationen nur zwischen 2, 5 und 9 μ. „Die kleinsten Werte haben die Kerndurchmesser in den Epidermiszellen der Blätter, ganz besonders in den Schließzellen und deren Nebenzellen und dem chlorophyllführenden Parenchym der Blätter. Den größten Wert haben sie im farblosen Blattparenchym und Rindengewebe der Wurzeln."

Von eigenen (TISCHLER 1921) Messungen erwähne ich ferner die Kerngröße einiger Bananen-Rassen in der „Synapsis" der Pollenmutterzellen, von denen wir in einem späteren Kapitel (9b) näheres hören werden (siehe TISCHLER 1910 die Maßangaben in „Teilstrichen").

Musa sapientium	var. „Dole"	13,6 μ
„ „	var. „Radjah Siam"	21,2 μ
„ „	var. „Kladi"	23,9 μ

Aus den übrigen Monokotylen-Familien sei noch angeführt:

Helodea canadensis	Stamm-Veget.-Punkt	8 μ	STRASBURGER 1893 b
Eichhornia crassipes	Wurzel- „ „	2,6 μ	KLIENEBERGER 1917
Rhenanthera Maynesii	Luftwurzelparenchym nahe d. Veg.-P.	8 μ	TISCHLER 1921
„ „	Rhaphidenzelle	13—15 μ	„ 1921
Epidendrum (dichromum?)	Mykorrhiza-„Pilzwirtzelle"	8 μ	BURGEFF 1909
„ „	„ „Verdauungszelle"	29-33 μ	„ 1909
Hydromystria stolonifera	Wurzelhaar	21 μ	ZIMMERMANN 1896
Hydrocharis morsus ranae	„	40 μ	KÜSTER 1907
Stratiotes aloides	„	60 μ	„ 1907
Tradescantia virginica	Blattepidermis	16 μ	MIEHE 1901
„ „	Pollenmutterzelle („Synapsis")	22 μ	H. SCHNEIDER 1914 a und TISCHLER 1921
Commelina coelestis	„ „	15—17 μ	„ 1921
Rhoeo discolor	„ „	12 μ	„ 1921

Was zunächst die Exaktheit der Kernmessungen anlangt, so macht bereits Frl. KLIENEBERGER (1917) darauf aufmerksam, daß die lebenden Kerne durchweg etwas größer sein dürften als nach ihrer Fixierung. Die einzelnen guten Fixierungsmittel wie FLEMMINGsche Lösung, Platinchlorid usw. weisen aber nach meiner langjährigen Erfahrung keine größeren Kontraktionen auf, da sonst wohl sehr leicht ein „heller Raum", wie wir ihn weiter unten (Kap. 3b) um den fixierten Nucleolus finden werden, auftreten müßte. Und da im allgemeinen die Kerne aus vorstehenden Messungen wohl in den wenigsten Fällen lebend gemessen sind, würde der Fehler bei allen ungefähr ähnlich sein und so sich leicht verschmerzen lassen — wenn überall nicht kontrahierende Fixierungsmittel angewendet wären. Das ist nun leider nicht der Fall. Sogar STRASBURGER (1893b) gibt an, daß er seine zahlreichen Kernmessungen an Alkoholmaterial gemacht hat. Wie aber gerade hierbei selbst stärkere Kontraktionen nicht zu vermeiden sind, zeigen instruktiv W. v. WASIELEWSKIS (1899) Messungen. So erfuhr ein Kern aus der primären Rinde von *Phaseolus vulgaris* durch Fixieren in absolutem Alkohol nach 1—2 Minuten in einer Richtung eine Zusammen-

ziehung von 23 %, in der darauf senkrecht stehenden dagegen gar keine Kontraktion. Ein Epidermiskern eines Zwiebelblattes von *Allium Cepa* verkürzte sich nach ½stündigem Einwirken von absolutem Alkohol in einer Richtung um 8,3 %; in der dazu senkrechten um 18 %; in einem andern Falle betrug nach 5 Minuten Einwirken des Fixierungsmittels die Zusammenziehung in der Längsrichtung 25 %, in der Querrichtung 10 %. Endlich sei noch als Beispiel angeführt, daß ein Kern aus der Epidermis der Blattoberseite von *Tradescantia virginica* nach 5 Minuten Alkoholeinwirkung in einer Richtung eine Kontraktion von 14.8 % erfuhr, während sie in der dazu senkrechten Richtung „nicht merklich" war. Demgegenüber fand KIEHN (1917) bei den von ihm gemessenen Kernen in Wurzeln und Blättern der *Galtonia candicans* nach Alkohol- wie nach Sublimat-Eisessig-Fixierung (unter Nachbehandlung von absolutem Alkohol) bei kugeligen Kernen zwar eine gleichsinnige Kontraktion von 10—15 %, bei extrem langgestreckten Nuclei aber konnte die Verkürzung des Längsdurchmessers über 30 % betragen, während der Querdurchmesser selbst etwas zunehmen konnte (siehe unsere Ausführungen S. 7 über Aufhebung von „Zwangsformen").

Alle solche Angaben mahnen zur Vorsicht auch in der Verwendung obiger von uns zusammengestellter Zahlen. Trotzdem dürfen wir wohl bereits einige Schlüsse aus ihnen ziehen. So hat sicherlich die „systematische Höhe" einer Gruppe gar keinen Einfluß auf die Größe des Zellkerns. Wir haben z. B. bei einigen der aller„niedersten" Organismen, nämlich den Euglenen, recht große Kerne, während gleich die Peridineen oder „Dinoflagellaten" wesentlich kleinere aufweisen und die Protococcales wieder ganz kleine Nuclei besitzen können. Die Conjugaten dürften im allgemeinen größere Kerne haben als z. B. die *Ulotrichales*. Und von den sonstigen „Grünalgen" zeigen allein die ja auch sonst eine Sonderstellung einnehmenden *Charales* eine erheblichere Kerngröße. Bei Phaeo- und Rhodophyceen haben wir außerordentliche Schwankungen, ganz abgesehen von den besonders kleinen ♂ Kernen der Spermatozoiden. In gewissem Grade kann hier wie bei den Siphonocladialen und Siphonalen Chlorophyceen die Frage mitbestimmend sein, ob die Zellen ein- oder vielkernig sind. Wir kommen weiter unten (Kap. 4a) noch darauf zu sprechen.

Die Pilze besitzen im großen und ganzen sehr kleine Nuclei, die zuweilen — selbst noch bei Ascomyceten — so winzig werden können, daß man Mühe hat, sie von einfachen cytoplasmatischen Granulis zu sondern. Eine sonderbare Ausnahme machen gleich wieder die phylogenetisch als „tiefstehend" betrachteten Chytridiaceen. Ferner ist meist ein starker Gegensatz zwischen den kleinen Kernen des vegetativen Mycels und den mit der „Reduktionsteilung" in Beziehung stehenden Zellen zu bemerken, bei denen die Kerngröße plötzlich aufs Vielfache der ersteren anschwellen kann.

Für die Bryophyten fehlen im allgemeinen noch Kernmessungen. Was man bis jetzt gesehen hat, läßt nur darauf schließen, daß sie gewöhnlich ziemlich klein sind. Die Pteridophyten haben dagegen häufig wieder größere Nuclei und sind daher seit langem für karyologische Arbeiten „beliebter" gewesen. Man achte aber auf so starke Unterschiede, wie sie zwischen *Psilotum* und *Selaginella* vorkommen. Hierbei ist auch die große Verschiedenheit der „Chromosomenzahl" von Interesse.

Rückschlüsse von der Kerngröße auf jene sind aber höchstens innerhalb einer Gattung zulässig. Und da kann vielleicht gleich die Gattung *Lycopodium* von Bedeutung werden, bei der von einem und demselben Beobachter in „homologen Geweben" so ungleich große Nuclei gesehen wurden.

Geradezu riesige Kerne, ja wohl die größten im ganzen Pflanzenreich, finden sich bei manchen Gymnospermen, in erster Linie bei den Cycadalen. *Dioon edule* mit seinem Eizellkern von 500—600 μ Durchmesser (der sogar einmal auf 1475 : 380 μ festgestellt wurde) dürfte dabei einen „Rekord" darstellen. Interessant ist bei einer durchwegs wohl gleichgroßen Chromosomenzahl, daß doch nicht unerhebliche Differenzen in der Kerngröße selbst bei nahe Verwandten existieren können (siehe z. B. die angegebenen Zahlen für *Podocarpus*). Wirklich kleinkernige Gewebe scheinen der ganzen Gruppe zu fehlen.

Für die Dikotylen können wir z. B. irgendwelche systematische Gesichtspunkte noch kaum heranziehen. Einige Familien sind durch ihre Großkernigkeit ausgezeichnet, wie die Ranunculaceen und Verwandten, wohl auch die Loranthaceen, andere, und gerade unter den Sympetalen, scheinen kleinkerniger zu sein (Borraginaceen). Aber zu irgend welchen Schlüssen lassen sich die vorliegenden Zahlen noch nirgends verwerten, denn ein planmäßiger Vergleich steht noch ganz aus.

Zudem sind gerade bei dikotylen Kernen Nuclei in „pathologisch veränderten" Geweben gemessen worden, und wir sehen daraus, innerhalb welcher Grenzen die Größen modifizierbar sind (man beachte z. B. die Gallengewebe usw). Für die Monokotylen haben wir ja oben als „Beispiel" systematische Betrachtungen schon vorweggenommen und neben rein systematischen auch ökologische Beziehungen (z. B. zum Xerophytismus) angedeutet gesehen. Viel mehr als Andeutungen haben wir ja aber auch trotz der Arbeit von Frl. KLIENEBERGER noch nicht. Es ließe sich jedoch denken, daß die Kerngröße als Einteilungsmerkmal innerhalb von Familien oder Unterfamilien der Angiospermen in der Tat eine besondere Erwähnung verdient. Warnen möchte ich auch hier wieder vor kritiklosen Schlüssen von der Kerngröße auf die Chromosomenzahl, sehen wir doch, wie gerade hochchromosomige Gewächse kleine Kerne haben können und umgekehrt. E i n f a c h e Beziehungen bestehen hier nicht mehr.

Eine Fehlerquelle kann freilich bei solchen Vergleichen leicht unbeachtet bleiben, daß man nämlich nicht Kerne in genau derselben Entwicklungsphase des betr. Organs miteinander vergleicht. Wir wissen aber, daß diese eine große Rolle spielen kann. Schon die älteren Morphologen hatten z. B. beobachtet, und bis auf die jüngste Zeit ist es immer wieder bestätigt worden, daß bei allen Vorgängen, die man nach dem Beispiel der Zoologen als „Furchung" bezeichnen kann (vergl. Kap. 5a), meist eine rasche Verkleinerung der Nuclei einsetzt (Embryobildung, Endospermteilung, Teilung mancher Prothallien usw.). Aber man bemühte sich auch bei anderen Organen bestimmte Gesetzmäßigkeiten in der Kernveränderung festzustellen. FR. SCHWARZ (1887) meinte z. B. zu finden, „daß in allen Geweben die Größe des Zellkerns anfangs zunimmt, um dann später wieder abzunehmen". Die Zunahme soll rasch erfolgen, eine Kurvenzeichnung würde also den linken Schenkel steil ansteigen lassen, während der rechte sehr allmählich absteigt. Bei

Wurzeln soll die Zu- und Abnahme schneller als bei den Stengeln vor sich gehen. Das Maximum des Kernvolums bei Wurzeln war bei *Zea Mays* und *Anthurium crassinervium* $2^1/_2$ mm, bei *Oncidium suave* ca. 12 mm, beim Stengel von *Pisum* 20 mm, endlich bei dem von *Phaseolus* ca. 80 mm hinter dem Vegetationspunkt. Das hängt jedenfalls nicht durchweg mit der Länge der wachsenden Zone zusammen.

Weiterhin ist ROSEN (1896, p. 239) auf diese Probleme eingegangen. Er macht noch auf die sonderbaren Formänderungen aufmerksam, die zuweilen vorkommen können. So waren die Kerne von *Hyacinthus* unmittelbar am Wurzelvegetationspunkt kugelig und hatten einen Durchmesser von ca. 12 μ. Die jüngsten Epidermiszellen besaßen schon langgestreckte Kerne mit Achsen von 12 und 25 μ. Dann rundeten sie sich wieder ab (14 μ Durchmesser), um bald „quer-eirund" zu werden, wobei sie sich allmählich so verkleinerten, daß ihre Achsen nur noch 8 und 12 μ maßen. Für die Periblemkerne waren die Veränderungen von 12 μ Durchmesser auf 9—10 : 16—22 μ (seltener blieben daneben einige rundlich mit 12 : 14 μ), um schließlich auf 9,5—10,5 μ Durchmesser herabzusinken. Ähnliche Verhältnisse werden auch von ROSEN für *Zea Mays* (S. 261) und von A. RUSSOW (1899) für die Stammvegetationspunkte von *Larix* angegeben. Frl. KLIENEBERGER (1917, S. 226) stellte für die Blattepidermis von *Aspidistra elatior* fest, daß die Kerngröße von der Basis der Blätter bis zur Spitze „dauernd eine abnehmende Tendenz habe, die sich allerdings in der unteren Blatthälfte von der Basis bis zur Mitte kaum bemerkbar macht".

Das ist um so eigenartiger, als die Zellgrößen sich nicht in demselben Maße verändern, vielmehr von der Blattbasis bis zur Blattmitte allmählich zunehmen, dort ihr Maximum erreichen und dann dauernd und „im ganzen recht beträchtlich" abnehmen. *Allium Cepa* verhielt sich darin etwas anders. Hier fand anfangs analog der allmählichen Vergrößerung der Zellen auch eine schwache Vergrößerung der Kerne statt, und dann erfolgte erst die (ziemlich geringfügige) Abnahme.

Auch KIEHN (1917, S. 30) wies für die Blätter von *Galtonia candicans* nach, daß hier die Epidermiskerne an der Basis der Laubblätter kleiner als in der Mitte der Spreite waren. Das gleiche gilt für die Zwiebelschuppen.

Die Kernverkleinerung, die wir nach den Studien von SCHWARZ und ROSEN in ausgewachsenen Geweben kennen lernten, wird wohl mit Recht von Frl. KLIENEBERGER (1917) als ein Zeichen für eine Verminderung der Funktionsfähigkeit des Zellkerns angesehen.

So zeigte besonders schön die ausgebildete Bromeliaceen-Epidermis, daß die Kerngröße in dem Maße abnimmt, als die Membranverdickung zunimmt, die zwar für das Gesamtorgan ökologischen Nutzen gewährt. aber doch sicher die Intensität der Stoffwechselvorgänge stark herabsetzt. Eine ähnliche Kernverkleinerung ließ sich bei der Epidermis von *Aspidistra* und *Maranta*, wie auch bei den Rhaphidenzellen von *Hyacinthus* beobachten. Gerade für diese Exkretzellen ist das wohl oft gesehen, ich konnte es jüngst z. B. schön in den Luftwurzeln von *Rhenanthera* wahrnehmen (TISCHLER 1921).

Und doch kann unter Umständen der Wasserverlust, der den Hauptgrund für die Kernverkleinerung abgeben dürfte, auch nur vorübergehend die „Aktivität" des Kernes herabsetzen. Denn es gibt sehr

weitgehende Kernverkleinerungen selbst bei so ausgesprochenen „jugendfrischen“ Nucleis, wie sie die Zygoten haben. Ein extremes Beispiel bringt uns KAUFFMANN (1914, S. 745) dafür. Die Gametenkerne von *Cylindrocystis Brebissonii* maßen hier je 10 μ, aber der Kern nach ihrer Vereinigung hatte nur noch 5 μ Durchmesser. Gerade für die Ruheperiode der Zygote wird der Wasserverlust des Kernes — denn um solchen wird es sich wohl handeln — hier besonders vorteilhaft sein. Ob unsere Deduktion allgemeiner gilt, müssen aber natürlich erst noch exakte Untersuchungen festlegen.

Neben solchen „Innenfaktoren“, die wir bis auf weiteres nicht genauer zu analysieren vermögen, können, wie seit langem bekannt, auch die Außenfaktoren stark auf die Kerngröße (daneben zuweilen auch auf die Kernform, vgl. oben S. 18 ff.) einwirken. Man vergleiche nur in unserer Tabelle die Größe der Kerne in den von *Synchytrium* befallenen Epidermiszellen mit der normalen, man denke an die Verhältnisse in den *Heterodera-* oder *Phytoptus*-Gallen, in den *Erineum*-Haaren, den Orchideen-Mykorrhizen usw.

Wie weit die älteren Angaben BUSCALIONIS und CASAGRANDIS (1898, Sep., S. 8) zu verwerten sind, daß, je nach dem Kulturmedium, der Kern von *Saccharomyces guttulatus* in Form und Größe sehr variieren könne, wäre wohl noch erst erneut zu untersuchen. Wichtiger ist bereits eine Notiz von HOTTES (1901, S. 25), daß in den Wurzeln von *Vicia Faba* die Kerne infolge mechanischen Druckes eine starke Hemmung im Wachstum erfahren. Und bei derselben Pflanze zeigte SABLINE (1903), daß Nahrungsmangel oder die Behandlung mit gewissen Stoffen, wie Schwefeläther oder Lithiumchlorid, die Nuclei in ihrer Größe gegenüber den normalen zurückbrachte.

Lichtmangel scheint unter Umständen ähnlich wie Nahrungsentzug zu wirken. Wenigstens fand KIEHN (1917, S. 40) die Nuclei in etiolierten Blättern von *Galtonia candicans* stets kleiner als in den entsprechenden Geweben normaler. Wo dagegen die Reservestoffe noch ausreichend sind, braucht auch eine derartige Größenabnahme nicht einzutreten. Das sah wenigstens Frl. KLIENEBERGER (1917) bei einem Vergleich normaler und etiolierter Blätter von *Allium Cepa*, deren Kerngrößen annähernd die gleichen waren. Und ebenso verhalten sich nach eigenen Untersuchungen (TISCHLER 1921) die Vegetationspunkte normal gewachsener und etiolierter Individuen von *Euphorbia Cyparissias:* die Kerne maßen in beiden Fällen 5—6 μ. Wenn man bedenkt, daß in den austreibenden Winterknospen ja zunächst überhaupt ein Lichtmangel vorhanden ist, dagegen reichlich Reservestoffe da sind, so wird dies Resultat nicht weiter verwundern. Aber auch wo infolge ungenügender Nährstoffmengen bereits die Zellform geändert ist, wie bei dem ♂ Archespor von *Potentilla*, das ich (TISCHLER 1908, S. 81) im Dunkeln aufwachsen ließ, war eine Größenabnahme der Kerne noch nicht zu erkennen. Die Cytoplasma- werden hier eher als die Karyoplasmamengen beeinflußt.

Ganz besondere Bedeutung kann die Temperatur auf die Kerngröße haben. Schon aus zoologischen Daten wissen wir, daß mit ihrer Erhöhung ein Kleinerwerden des Nucleus, mit ihrer Erniedrigung seine Vergrößerung verbunden zu sein pflegt (z. B. R. HERTWIG 1903b). Und wenn SABLINE (1903) für *Vicia Faba*-Wurzeln zu entgegengesetzten Resultaten

kam, so möchte ich das lieber so erklären, daß unter den Versuchsbedingungen von 40° C die Wurzeln schon nicht mehr optimal wachsen konnten und ihre Teilungsfähigkeit allmählich einbüßten. Das geht auch daraus hervor, daß öfters bereits Unterdrückung der Zellwandbildung (s. Kap. 4e) und Zweikernigkeit beobachtet wurde.

Neuerdings hat O. HARTMANN (1918, 1919b) exaktere Untersuchungen über die Temperatureinwirkung auf die Kerngröße angestellt. Dieser Forscher zeigte z. B., daß *Spirogyra tenuissima* in der Kälte einen Kern mit der Flächengröße von 117 μ^2 aufwies, während er in der Wärme nur 70 μ^2 maß. Eine andere Art der gleichen Gattung, *Sp. varians*, zeigte indes gar keine Beeinflussung durch die gleichen Temperaturdifferenzen. Bei *Mougeotia scalaris* nahm der Querdurchmesser des Nucleus in der Wärme von 13 auf 11 μ ab; noch stärker war die Kernverkleinerung bei *Oedogonium* sowie bei *Tabellaria fenestrata* und anderen Diatomeen zu bemerken. Bei *Protococcus olivaceus* (?) war gar die Größenreduktion in der Wärme so groß, daß der Kern oft „nicht einmal mehr als distinkter, einheitlicher Körper nachweisbar“ war, sondern nur „als eine Chromatinmenge, die zwischen einige benachbarte Wabenwände in dünner Schicht verteilt ist“. Das bedeutet hier jedenfalls eine Gerinnung der Kernkolloide zu irreversibelem Gel unter Freiwerden von Wasser und damit die totale Degeneration. Auch für *Ulothrix zonata* bemerkt HARTMANN ausdrücklich, daß die Kernverkleinerung wohl schon pathologischen Charakter besäße.

Noch interessanter waren aber die Ergebnisse an Wurzelspitzen höherer Pflanzen (*Zea Mays*, *Phaseolus coccineus*, *Pisum sativum*, *Helianthus annuus*). Notwendig war es freilich, nur Zellen gleicher Differenzierung, nicht gleicher Entfernung vom Vegetationspunkt gegeneinander zu halten, da ja in der Wärme viel eher eine Vakuolisierung der Zelle und damit der Zustand des Dauergewebes erreicht wurde. Aus HARTMANNS Tabellen reproduziere ich die folgende (1919b, S. 202 bis 206).

Zea Mays : Große Gefäß-Zellen im Plerom		Pisum : Dermatogen		Phaseolus : Plerom	
Temp. °C	Kerndurchm.	Temp. °C	Kerndurchm.	Temp. °C	Kerndurchm.
11,5	14,2 μ	8,5	9,6 μ	8,5	7,4 μ
18,0	12,7 μ	11,5	9,1 μ	18,0	7,7 μ
26,0	11,4 μ	18,0	7,5 μ	26,0	7,0 μ
31,0	10,9 μ	26,0	7,2 μ	31,0	7,5 μ
35,5	11,2 μ	31,0	7,0 μ	37,0	6,8 μ
37,0	11,4 μ	37,0	8,0 μ	41,0	6,2 μ
41,0	11,2 μ			42,0	5,1 μ
42,0	10,5 μ				

Aus diesen Zahlen geht zunächst hervor, daß die Kerngröße jedenfalls nicht streng proportional der Temperaturerhöhung abnimmt. Auffallend ist insbesondere eine Vergrößerung, die bei höheren schon nicht mehr optimalen Temperaturen einsetzte, offenbar der analog, die SABLINE gesehen hat. Diese (S. 209) „sekundäre Kernvergrößerung bei höchsten Temperaturen möchte ich . . . mit Reserve . . . als durch Wassergehaltvermehrung zustande gekommen ansehen“. Es würde sich dabei um Quellungserscheinungen des „Chromatins“ handeln, die „nicht mehr ganz in den Bereich des physiologisch Normalen gehören“. Selbstverständlich

würde dieser Vorgang dem der Gerinnung, die wir vorhin bei *Protococcus* annahmen, gerade entgegengesetzt sein, aber wohl, wenn unsere Deduktion richtig ist, bei noch höherer Temperatur auch in jene umschlagen. Allein wir dürfen nie vergessen, daß es sich bei den Temperatureinwirkungen auf die Kerngröße nicht einfach um einen rein „chemisch“ wirkenden Reaktionsverlauf handeln wird, sondern, wie überall, wo wir Leben haben, um einen „Reizvorgang“; denn wir sind noch so unmodern, den „Abbau des Reizbegriffes“, der gegenwärtig so vielfach versucht wird, zum mindesten in den meisten Fällen für vorzeitig zu halten. Interessant sind in dieser Hinsicht Experimente HARTMANNS (1919b, S. 233), die er mit Zwiebeln von *Allium Cepa* anstellte. Sie waren zunächst bei 6—7 ° C gelagert und wurden darauf in 30° C übergeführt. Anfangs erfolgte prompt die Verkleinerung, wie zu erwarten war, dann aber konnte wieder eine Größenzunahme konstatiert werden, die er nicht „pathologisch“ bewerten möchte. HARTMANN deutet die Erscheinung so, daß die Kernverkleinerung „offenbar eine starke funktionelle Tätigkeit im Sinne des Erwachens irgendwelcher Umsetzungen usw.“ bedeute, Funktion aber die Kerne wieder vergrößere. Bei Verbringung von 6° in 42° C war dagegen die „reine“ Temperaturwirkung so groß, daß die „funktionelle Hypertrophie“ des Nucleus nicht mehr zur Geltung kam.

---

2. Die chemische Organisation des Ruhekernes.

Inhalt: Die Bedeutung der Nucleoproteide für den Kern und die Frage ihrer ausschließlichen Lokalisierung in diesem. Die Charakterisierung des „Chromatins“. Physikalische oder Chemische Färbungs-Theorie und der Austrag des Streites durch die neueren kolloidchemischen Forschungen. Mikrochemische Reaktionen des „Chromatins“. Das sogenannte „Linin“ und seine Reaktionen. Chromatophilie der Kerne. Das Wechselverhältnis zwischen „Chromatin“ und „Linin“. Der „Karyotin“-Begriff. Der Kernsaft (Karenchym, Karyolymphe). Die Nucleolen und deren mikrochemische Trennung von den Substanzen des „Kerngerüstes“. Angaben über Chromatingehalt der Nucleolen. Echte „Amphinucleolen“. Die Zellkernkristalloide und ihre chemische Zusammensetzung. Spezifische Enzyme für die Lösung einzelner Kernbestandteile. „Autolyse“ der Kerne. Frage nach der Lokalisation einzelner Elemente im Kern (Eisen, Calcium, Kalium, Phosphor).

Ein allzu detailliertes Eingehen auf die Chemie des pflanzlichen Zellkernes scheint mir außerhalb des Rahmens dieses Buches zu liegen, um so mehr, als tatsächlich noch äußerst wenig gesichert ist. ZIMMERMANN (1896) hat in seinem Handbuch eine eingehende Zusammenstellung auch der makrochemischen Untersuchungen über „Nucleine“ und verwandte oder scheinbar verwandte Eiweißkörper gegeben, soweit der damalige Stand der Forschung es zuließ. Die neuere Literatur findet sich in den Lehrbüchern über Biochemie, speziell bei CZAPEK (1920, p. 104) oder der allgemeinen Physiologie, wie bei A. v. TSCHERMAK (1916). Vor allem aber können wir bei ZACHARIAS (1909) ein sehr ausführliches Résumé über alles Wesentliche lesen, was wir von tierischen und pflanzlichen Kernen in chemischer Hinsicht wissen. Ganz neuerdings hat dann schließlich noch PRATJE (1920) eine ansprechende Zusammenstellung der wichtigsten Daten gegeben.

Kolloidchemisch betrachtet, lernten wir den Nucleus als einen Komplex von wasserarmen — mehrphasigen — Hydrosolen kennen, die

unter Umständen in reversible Gele übergehen können. Ob daneben auch Lipoide eine größere Rolle an Stelle des Wassers spielen, war uns noch nicht sicher (siehe S. 4)[1].

In erster Linie interessiert uns, daß es im Kern eine Klasse von Eiweißsubstanzen gibt, die hervorragende Forscher, wie KOSSEL (1911) als geradezu spezifisch für den Nucleus ansehen, nämlich, wie der Name schon andeuten soll, die Nucleoproteide. Nicht ihr Phosphorgehalt unterscheidet sie von anderen Eiweißkörpern, wie man irriger Weise zuweilen verallgemeinernd liest, sondern ihr charakteristischer Abbau. MIESCHER (1871, 1874) isolierte zuerst durch künstliche Verdauung aus ihnen die „Nucleine". Diese blieben bei dem Prozeß (Behandlung mit Pepsin-Salzsäure) ungelöst, während ein mit den Nucleoproteiden verkoppelter Eiweiß-Paarling in Lösung ging. Noch heute aber sind die Nucleine (nach A. MEYER 1920, S. 501, s. a. CZAPEK 1920, S. 107) „sehr zweifelhafte chemische Individuen", denn es scheinen manchmal Nucleinsäuren, die man sonst für ihre Abbauprodukte erklärte, ausschließlich in ihnen enthalten zu sein, manchmal Nucleinsäuren in Gemisch mit verschiedenen Eiweißkörpern oder auch chemische Verbindungen beider Gruppen. Jedenfalls ist sicher, daß sich durchweg Nucleinsäuren aus ihnen gewinnen lassen. KOSSEL und seine Schule (vgl. KOSSEL 1911) haben dann bekanntlich festgestellt, daß diese dadurch charakterisiert sind, daß sie bereits bei gelinder Einwirkung in eine Reihe von Verbindungen zerfallen, die bei allen „Pseudo-Nucleinen" oder „Paranucleinen" (gleichfalls phosphorreichen Eiweiß-Verbindungen) sich nicht finden. Die wichtigsten dieser spezifischen Stoffe, welche also die echten Nucleine aufbauen, sind die Pyrimidinbasen Thymin und Cytosin und die Purinbasen Guanin und Adenin. Daneben treten noch als Derivate dieser Körper Uracil resp. Xanthin und Hypoxanthin auf. Für jede der 4 ebengenannten hauptsächlichen N-reichen Radikale haben wir nach STEUDEL (vgl. KOSSEL 1911) je ein Molekül Kohlehydrat und je ein Molekül Phosphorsäure anzunehmen. Denn bei vorsichtiger Zersetzung der Nucleinsäuren finden sich diese mit ihren stickstoffhaltigen Partnern noch im Zusammenhang. Daraus würde folgen, daß in einem Moleküle einer Nucleinsäure mindestens 12 „Bausteine" vorhanden sind, „aber wahrscheinlich ist in der lebenden Zelle der Bau noch größer, denn einige Beobachtungen weisen darauf hin, daß in den Organen mehrere derartige Komplexe miteinander in Vereinigung stehen." Die einzelnen Nucleinsäuren, die bisher schon isoliert sind, variieren etwas, so fehlt einer aus Saccharomyceten isolierten das Thymin, und das Kohlehydrat hat hier nur 5 und nicht wie gewöhnlich 6 C-Atome (s. a. CZAPEK 1920, S. 109). Die Nucleinsäuren sind mit den Proteinen in den Nucleoproteiden in sehr verschiedenartiger Weise, bald lockerer, bald fester, verbunden. Die Kernproteine setzen sich wie alle Proteine aus Amidosäuren zusammen, aber diese sind hier besonders stickstoffreich, wie z. B. die „Diaminosäuren". Dadurch erhalten wir stark basische Gruppen in freiem reaktionsfähigem Zustande. Bei tierischen Zellen sind u. a. die Histone und Protamine als solche Kernproteine erkannt worden.

[1]) Die Vorstellung HANSTEEN-CRAMERS (1919, S. 390), daß der Kern überhaupt im wesentlichen aus Lipoiden und nicht, wie allgemein angenommen, aus Proteiden bestehe, ist für uns noch nicht diskutierbar, da sie anscheinend gesicherte Resultate über den Haufen zu werfen droht, ohne daß sie tatsächlich bewiesen wäre.

Für pflanzliche Zellen fehlen noch entsprechende Angaben. Als Résumé gibt sich somit die Zusammensetzung der Nucleoproteide aus zwei sehr differenten Bestandteilen, einem stark sauren, P-reichen und einem stark basischen Anteil. „Beide Bestandteile zeigen in ihrem chemischen Bau eine bemerkenswerte Ähnlichkeit, welche auf der eigentümlichen Anhäufung von Stickstoffatomen beruht“ (KOSSEL 1911).

Die Frage würde für uns nun lauten, ob diese charakteristischen Nucleoproteide tatsächlich, wie KOSSEL glaubt, nur im Zellkern enthalten sind (vgl. auch TISCHLER 1920). Wäre es der Fall, so würde die Sonderstellung, welche der Kern in der Frage der „Vererbungsträger“ einnimmt (vgl. Kap. 9d), sich unserem Verständnis weit besser erschließen. Leider sieht es z. Zeit nun aber nicht so aus, als wenn im Cytoplasma gar keine Nucleoproteide vorhanden wären, auch wenn wir die sicherlich von ihnen verschiedenen Paranucleine gar nicht berücksichtigen. Schon PFEFFER (1897, S. 54) bezweifelte das „Kernmonopol“ der ersteren; später weist dann namentlich A. MEYER (1904) darauf hin, daß die Reserve-Stoffe, die er als „Volutin“ zusammenfaßt, der Hauptsache nach eine Nucleinsäureverbindung wären (vgl. auch A. MEYER 1920, S. 183). REICHENOW (1909) schloß sich ihm an und bezeichnete direkt das Volutin als „Reservestoff für den Kern“. Bemerkenswert ist, daß nach diesem Autor in phosphorfreien Nährlösungen von *Haematococcus* kein Volutin gebildet wird. Und ganz das gleiche fand Frl. VAN HERWERDEN (1917) für Pilze und DOFLEIN (1918) für *Polytomella*. SUMBAL (1913) will das Volutin gar direkt mit reinem Kernnuclein identifizieren, da die angegebenen Unterschiede im Verhalten gegen Wassereinwirkung, Säuren, Trypsin und gewisse Farbstoffe (Eosin) nur graduelle und keine prinzipiellen wären. Wie dem auch sei, sicher dürfte jetzt schon sein, daß Abkömmlinge der Nucleoproteide sich auch im Cytoplasma befinden. Und ZALESKI (1911, S. 147) zog bereits vor Jahren den Schluß, daß die Nucleoproteide selbst ebenfalls in Cytoplasma und Kernen wären und letztere „nur prozentisch reicher an diesen Substanzen“ seien. Vielleicht liefern die Phosphatide des Cytoplasma das Material zur Bildung der Nucleinsäuren und aus ihnen ergänzt sich dann die Kernsubstanz während ihres Wachstums oder ihrer Teilung. Sind die Nucleoproteide einmal gebildet, so dürften sie die relativ stabilsten sein; sie werden wenigstens beim Hungern der Zellen am schwersten wieder in den allgemeinen Stoffwechsel hineinbezogen. Aber die eigentliche Rolle der Nucleoproteide bleibt nach wie vor unklar.

Frl. VAN HERWERDEN (1913) benutzte dann die Tätigkeit von Enzymen, welche speziell die Nucleine lösen — wir nennen sie Nucleasen[1]) (vgl. CZAPEK 1920, S. 117—118) — und die sie künstlich „isoliert“ hatte, um den nucleinsauren Charakter von zahlreichen Körnchen im Cytoplasma tierischer Zellen festzustellen, welche sich wie Kernsubstanz färbten. Denn sie fand, daß bei diesen cytoplasmatischen Granulis die

---

[1]) TÉODORESCO (1912 a—c) meint, daß die Nuclease noch eine „mélange d'enzymes“ sei. Sie könne merkwürdiger Weise noch bei 90° (!) funktionieren, während ihr Optimum bereits bei 34° liege. Sie werde schon von so tiefstehenden Organismen wie *Chlamydomonas* produziert, denn diese konnten bei alleiniger Darreichung von Nucleinsäure als N- und P-Lieferant ihren ganzen Bedarf an diesen Stoffen decken. Auch besäßen bereits die Cyanophyceen Nucleasen, trotzdem sie noch gar keine echten Kerne hätten (vgl. unser Kap. 11).

Lösung noch eher eintreten konnte als bei den Nuclein-Verbindungen des Zellkernes und daß somit — bei der so spezifischen Wirkung der Enzyme — sich der Nachweis des „Nucleins" im Plasma exakt erbringen lasse. Für die chemische Zusammensetzung des Volutins ließ sich die Nuclease-Wirkung zwar nicht verwerten, weil es innerhalb der für die „Verdauung" nötigen Zeit schon in Wasser gelöst wurde, aber auf anderem Wege ließ sich doch sicher erweisen, daß es sich dabei um Nucleinsäureverbindungen handeln müsse (VAN HERWERDEN 1917). Denn die Kulturen von *Ustilago, Torula, Saccharomyces* usw., mit denen die Verfasserin arbeitete, konnten, wie wir eben hörten, auf phosphorsäurefreiem Nährboden auch volutinfrei gehalten werden. Und nun machte sich sofort ein außerordentlicher Rückgang auch an nucleinsauren Verbindungen bemerkbar, die aus dem Organismus extrahiert werden konnten. In den Kernen aber selbst trat eine wesentliche Veränderung „färberisch" nicht auf, folglich mußte das Fehlen auf das Ausbleiben des Volutins zurückgeführt werden.

Für tierische Zellen wäre ferner daran zu erinnern, daß man in gewissen Nervenzellen im Cytoplasma eine wie Kernchromatin färbbare Substanz gefunden hat, die „Tigroid" benannt ist (s. z. B. HEIDENHAIN 1911, S. 867 ff.). Hier ließ sich sogar deren Menge verwerten, um zusammen mit der Menge der Kernsubstanz eine feste Beziehung zur Cytoplasmamenge herzustellen, die für gewöhnlich mit alleiniger Berücksichtigung der Nuclearbestandteile gewonnen wird (s. Kernplasmarelation Kap. 4a). Auch macht MASING (1910b) darauf aufmerksam, daß der Gehalt des ungefurchten und gefurchten Seeigel-Eies an Purinbasen und Nuclein-Phosphor fast gleich ist. Das wäre aber kaum denkbar, wenn letzterer allein an die Kerne gebunden ist, da ja die Kernmengen im gefurchten Ei ein Vielfaches von denen im ungefurchten betragen. Freilich wäre es hier immer möglich, daß es sich nur um „Vorstufen" der echten Nucleoproteide handeln könne.

Es ist aber schon jetzt nicht zu verwundern, wenn für die Autoren, die sich zuletzt mit der Frage befaßten (BEZSSONOFF 1919, S. 142 und A. MEYER 1920, S. 444 ff.), der Streit auch für die Nucleoproteide schon entschieden und die Entscheidung gegen das Kernmonopol gefallen ist. Ersterer führt noch aus, wie von dem Grade der Dispersität der Nucleoproteide im Cytoplasma ihre Sichtbarmachung durch Färbung abhängt. Die chemische Sonderstellung bezüglich der genannten Eiweißstoffe zum mindesten wäre somit für den Kern nicht aufrechtzuerhalten. Wir werden aber in einem späteren Kapitel (9d) ausführen, daß trotzdem bestimmte Stoffgruppen dem Nucleus ausschließlich zukommen müssen. Nur können wir diese leider „chemisch" noch nicht erfassen.

Aber darüber sind sich doch alle Untersucher einig. Wenn auch nicht ausschließlich, so kommen die Nucleoproteide in weitaus größerer Menge im Kerne vor und darum kann für dessen Mikrochemie ihr exakter Nachweis ungemein wichtig werden. Natürlich knüpft man da an die Reaktionen an, die zuerst zu ihrer „Isolierung" geführt haben, d. h. man studiert ihre in Pepsin-Salzsäure unlöslich bleibenden Bestandteile, die „Nucleine" MIESCHERS (1871, 1874). Für die pflanzlichen Zellen hat insbesondere ZACHARIAS (1881 a b) an Epidermiszellen von *Tradescantia virginica* und dem Parenchym junger Blätter von *Ranunculus Lingua* diese Reaktion angewendet und ganz klar ausgesprochen, daß die mit Farbstoffen leicht tingierbare „chromatische" Substanz des Kernes mit den „Nucleinen" identisch sei. Damit konnte er auch die Kernnatur der Schraubenbänder bei den Spermatozoiden (vgl. oben S. 16) erweisen. Als vorzüglichsten Farbstoff erkannte er Methylgrün-Essig-

säure, die wir seitdem namentlich anwenden, wenn wir uns an frisch hergestellten Schnitten orientieren wollen, wo die Kerne lokalisiert sind (s. a. ZACHARIAS 1882, 1887a, 1896, 1898, 1909, CARNOY 1884). ALFRED FISCHER (1899) suchte zwar dagegen zu opponieren, da auch manche anderen in der Zelle enthaltenen Stoffe sich genau so färbten, aber ZACHARIAS (1900, S. 10) weist replizierend darauf hin, daß bei kritischer Verwendung des genannten Reagens sich meist doch sichere Schlüsse ziehen lassen. Trotzdem müssen wir ruhig bekennen, daß wir im Methylgrün nicht ohne weiteres ein „allgemeines Reagens auf Zellkerne" haben. Es gibt sicherlich Fälle, in denen sich der Nucleus nur schwach oder „launisch" damit färbt[1]) (s. a. DOFLEIN 1916, S. 14).

Das hängt damit zusammen, daß wir die färbbare Substanz, das „Chromatin" (FLEMMING 1880, S. 158) nicht identisch mit „Kernsubstanz" überhaupt, auch nicht einmal mit einer Phase der Kernkolloide, setzen dürfen. Denn wir haben im lebenden Kern nicht Nucleine sondern Nucleoproteide, die sich nicht färben dürften; „Nucleine" bedeuten also stets einen mehr oder weniger weit getriebenen Abbau dieser eigentlichen Kernkonstituenten. Zudem gibt es sicherlich verschiedene Chromatine (s. z. B. HEIDENHAIN 1907, S. 118ff.), solche, die stärker sauer sind und besondere Affinität zu basischen Farbstoffen haben („Basichromatin") und solche, die mehr von basischer Natur in erster Linie saure Farben annehmen („Oxychromatin"). Letztere können sich natürlich mit Methylgrün nicht mehr „spezifisch" färben. Dabei wissen wir nicht, was für ein Gemisch von Stoffen jedes „Chromatin" in sich vereinigt, denn wir dürfen nie vergessen, daß es sich nicht um chemische, sondern nur um morphologische Bezeichnungen handelt (vgl. auch KESTNER 1913, S. 150). Einer „idealeren" Lösung würde es entsprechen, falls wir die Nucleoproteide selbst „vital" tingieren können.

Es erscheint mir aber noch nicht ganz klar, ob das z. Zt. für uns erreichbar ist. Sicher ist, daß in einigen Fällen bei Darreichung bestimmter Farbstoffe der Kern bereits gefärbt sein kann, wenn das Plasma noch lebt, ja selbst sich in Strömung befindet. Aber hier könnte ja der Kern schon vor dem Cytoplasma geschädigt sein. BECHHOLD (1919, S. 470) lehnt zwar wie vor ihm PFEFFER (1886, S. 249) eine Vitalfärbung für den Nucleus völlig ab. Ältere wie neuere positive Angaben (CAMPBELL 1888b mit Dahlia, Mauvein und Methylviolett, KITE und CHAMBERS 1912 mit Janusgrün und VAN GOOR 1918, S. 157 allerdings unter Bedenken mit Toluidinblau, Neutralrot und Bismarckbraun) dürfen doch nicht ganz übergangen werden. Denn die ersteren beiden Autoren meinen, daß sie unzweifelhaft Lebenserscheinungen des Kernes, wie seine Teilung und die dabei auftretende Differenzierung in die „Chromosomen" in normaler Weise nach Vitalfärbung haben verfolgen können (vgl. auch das Résumé bei STRASBURGER-KÖRNICKE 1913, S. 156). Es wäre ja möglich, daß bei jeder Färbung gewisse Schädigungen des

[1]) Neuerdings gibt PATSCHOVSKY (1919) an, daß Indigokarmin vielleicht noch geeigneter zum Nachweis der chromatischen Substanz des Kernes sei als Methylgrün. In einzelnen von ihm ausgeprobten Fällen (z. B. bei *Spirogyra*, *Cladophora*) färbte es sie entschieden besser. Aber ganz eindeutig ist diese „Reaktion" ebensowenig. Und wir dürfen mit PRATJE (1920, S. 98) wohl ruhig sagen, daß überhaupt keine Farbreaktion auf die chromatische Substanz ganz einwandfrei sei (Über spezifisch verschiedene Kernstoffe siehe auch CZAPEK 1920, S. 104ff.).

Kernes vorlägen, aber wir müssen uns mit A. MEYER (1920, S. 479 bis 481) fragen, ob denn jede etwaige Kernschädigung „in allen Fällen eine dauernde ist".

Bei der Färbung mit bestimmten Farbstoffen muß man, wie ALFRED FISCHER (1899) nachdrücklich hervorhob, in erster Linie an eine sogenannte „physikalische Färbung" denken, d. h. an eine Adsorption des Farbstoffes im ausgefällten Gel, und nicht nur an eine chemische Reaktion in Form einer Salzbildung. Begründet ist nach LUNDEGÅRDHS (1912c, S. 253ff.) Zusammenfassung diese Theorie wohl zuerst von GIERKE (1884-5), weiter verfolgt sodann von L. HEINE (1896), bis ins Einzelne durchgearbeitet aber doch erst von dem genannten Baseler Forscher. Und die Entwicklung der Kolloidchemie gibt ihm unzweifelhaft im wesentlichen recht. TRAUBE (1915) hat neuerdings darauf hingewiesen, daß gerade die basischen Farbstoffe fast durchweg entquellend auf ein Gelatine-Gel wirken. Und entquellende Farbstoffe haben ganz allgemein die Neigung, sich auf der Oberfläche der Gele niederzuschlagen. Auch paßt dazu, daß andere Tinktionsmittel, die mehr die Neigung haben, in entgegengesetzter Hinsicht zu wirken, wie das saure Hämatoxylin, die also quellend in die Gele eindringen, erst durch vorheriges „Beizen", d. h. durch Erzeugung von kolloiden Niederschlägen, gute Färbungen abgeben.

Aber man darf auch nicht einseitiger Weise jede chemische Wirkung ausschließen. Denn die Nucleine resp. die Nucleinsäuren, die bei der Fixierung aus den Nucleoproteiden entstehen, sind nun einmal nicht neutral, sondern sauer und „reagieren" mit basischen Farben. Sieht man doch ferner, wie nach verschiedener Fixierung auch die Färbung different verlaufen kann, und rein durch veränderte Adsorptionsbedingungen lassen sich die Erscheinungen nicht erklären (LUNDEGÅRDH 1912, S. 256). Auch BECHHOLD (1919, S. 462ff.), der doch die Bedeutung der Adsorption für den Färbeprozeß so betont, sieht sich gezwungen, auf eine „Verfestigung" des Farbstoffes mit dem zu tingierenden Material hinzuweisen, die nur infolge chemischer Prozesse verständlich ist. Denn unmittelbar nach dem Zusetzen des Farbstoffes, wo nur die Adsorption zur Geltung kommt (S. 471), läßt sich durch Alkohol-Behandlung meist eine schnelle Entfärbung erreichen, „während nach längerer Einwirkung des Farbstoffes nur noch Farbwolken weggehen, die Kerne jedoch ihre intensive Färbung behalten." Besonders geeignet sind außer dem Hämatoxylin hier Safranin, Fuchsin, Bismarckbraun und natürlich Methylviolett und Methylgrün. Im übrigen halte man sich aber die beherzigenswerten Worte WOLFGANG OSTWALDS (1919) vor Augen, daß im Einzelfalle oft eine objektive Unmöglichkeit besteht, eine Entscheidung vorzunehmen. Eine „dualistische" Behandlung der Probleme wird sich da nicht umgehen lassen[1]).

Während der Ontogenese des Kernes im Verlauf einer Zellgeneration muß sich das „Chromatin" sicherlich verändern können (A. FISCHER 1899, S. 190). Das geht unzweifelhaft aus dem Verhalten gegenüber der Einwirkung gewisser Außenfaktoren hervor. Als markan-

[1]) Es sei auch noch besonders auf KELLERS geistreiche Versuche hingewiesen, die Mikrochemie „elektrochemisch" zu verstehen (1918, S. 84ff.). Er macht darauf aufmerksam, daß die Schlüsse, die aus totem fixiertem Eiweiß gezogen sind, für die lebende Zelle nicht zu Recht zu bestehen brauchen.

testen Beweis wollen wir hervorheben, daß schon FR. SCHWARZ (1887) erkannt hatte, wie meristematische Kerne bei Behandlung mit heißem Wasser eine andere „Struktur“ erhalten als ältere Kerne desselben Individuums und NĚMEC (1910a, S. 300 ff.) bestätigte das durchaus. Vor allem aber zeigte dieser Forscher (1909, 1910a), daß das Chromatin des ruhenden Kernes von kochendem Wasser nicht gelöst wird, das des sich teilenden Nucleus dagegen in den meisten Fällen restlos in Lösung ging. Diese Differenz war selbst da vorhanden, wo, wie bei *Cucurbita*, schon im Ruhekern Bildungen auftraten, die morphologisch ganz an die des sich teilenden erinnern, resp. unmittelbare Vorstufen der hier auftretenden „Chromosomen“ darstellen. Mit der Erhöhung der Temperatur ging die Schnelligkeit der Lösung übrigens annähernd parallel. Und ebenso wie NĚMEC wies auch OES (1910) darauf hin, daß z. B. Wasser von 70—80° noch 3 Stunden zur Lösung brauchte, wo solches von 96—99° nur 3 Sekunden dazu nötig hatte.

Nur bei ganz wenigen Ausnahmen, wie bei *Scolopendrium* und *Platanthera* blieb auch das Chromatin des Teilungskernes stets ungelöst. Da die Nucleoproteide durch heißes Wasser stets koaguliert werden, kann man durch diese eigenartigen Lösungsverhältnisse eine Substrat-Veränderung wohl annehmen, aber nicht beweisen, denn auch die Menge der chromatinlösenden Enzyme, die in den oben erwähnten Nucleasen mitenthalten sind, könnten sich vielleicht mit geändert haben! Eine annehmbare chemische Erklärung scheint uns jedenfalls noch auszustehen. Von sonstigen Reaktionen des Chromatins (s. auch ZACHARIAS 1909, A. MEYER 1920, S. 496 ff., PRATJE 1920, S. 105) wären noch anzuführen, daß es von Trypsin völlig gelöst wird und daß ebenso Alkalien wie KOH, Na_2CO_3, $(NH_4)_2SO_4$, Na_2SO_4 usw. es in bestimmter Konzentration lösen, in schwächerer nur verquellen. Selbst 10 % Kochsalzlösung wirkt stark quellend. Dagegen bleibt es in verdünnten Säuren stets „fixiert“ (das benutzen wir ja bei der Mikrotomtechnik), während konzentriertere Lösungen von Salz-, Salpeter-, Chromsäure usw. es wieder restlos lösen. Ein evtl. interessantes Analogon zum verschiedenen Verhalten gegenüber heißem Wasser, von dem wir eben sprachen, berichtet hier SCHILLER (1911, S. 298) für die Kerne von *Antithamnion plumula*. Diese zeigten nämlich gegenüber der Einwirkung von Salzsäure eine viel größere Widerstandskraft, wenn die Pflanzen vorher verdunkelt waren. Der Autor meint, daß das Chromatin dabei eine Art „Ruhestadium“ durchmacht, in dem die Nucleine weniger leicht angegriffen werden können. Viel mehr als eine Umschreibung der Tatsache ist das aber auch nicht.

Bisher haben wir immer nur von dem Chromatin des Zellkernes gesprochen, da hier vorläufig allein eine Beziehung zwischen Makro- und Mikrochemie ersichtlich war. Aber wir dürfen darüber nicht vergessen, daß auch noch andere Kernstoffe beschrieben sind, nämlich das sogenannte „Linin“ (FR. SCHWARZ 1892), der Kernsaft (Karenchym, Enchylem, Karyolymphe), die Nucleolen und die Kernkristalloide. Kolloidchemisch betrachtet, gehören Chromatin und Linin zweifellos zu derselben Phase im Gegensatz zum Kernsaft, wie wir das eingangs ausführten. Und die letzten beiden Körper sind wieder nur als „Ausfällungen“ innerhalb der Karyolymphe zu betrachten. Die dem Chromatin und Linin zugrunde liegenden Eiweißstoffe müssen somit — bei Auf-

fassung des Kernes als Hydrosolkomplex — im Leben wenigstens als unlöslich in kaltem Wasser angesehen werden. Und wenn wir gelegentlich hören (L. HEINE 1896, S. 502, NĚMEC 1910 a), daß auch kaltes Wasser etwas Chromatin „ausziehen“ könne, so dürfen wir nicht aus dem Auge lassen, daß es sich ja in unseren Präparaten nur um Abbauprodukte der „lebenden“ Proteide handelt.

Was das „Linin“ nun eigentlich darstellt, ist bis auf die neueste Zeit recht verschieden beantwortet worden. ZACHARIAS (1882, 1893 b) hatte versucht, in dem „Achromatin“ FLEMMINGS (1879, 1882) das von J. REINKE und RODEWALD (1881, S. 49 ff.) beschriebene „Plastin“ [1]) wiederzuerkennen. Aber wahrscheinlich handelt es sich bei diesem überhaupt um gar nichts Einheitliches. Und ebenso wie J. REINKE selbst war ZACHARIAS (1887 a b) überzeugt, daß hier ein Stoffgemenge vorläge (vgl. auch CZAPEK 1913, S. 23, A. MEYER 1920, S. 500). Eigenartig aber ist es, daß die einzelnen Autoren auch bis in die neueste Zeit die mikrochemischen Reaktionen des Linin verschieden angeben. Diese Differenz kommt in den von mir eingesehenen Handbüchern gar nicht so recht dem Leser zum Bewußtsein, sie ist aber doch vorhanden und müßte vor jeder weiteren Diskussion unbedingt aufgeklärt werden.

Die meisten Untersucher sind sich jedenfalls darüber einig, daß das Linin genau wie das Chromatin in Pepsin-Salzsäure unlöslich ist, und demgemäß bezeichnete ZACHARIAS (1887 a) beide als zu den „unlöslichen Nucleinen“ gehörig. HEIDENHAIN (1907) hat sich ihm darin angeschlossen, wenn er auch (S. 131) vorsichtig sagt, daß genannte Stoffe wenigstens in der Gerüstsubstanz des Kernes „mit enthalten“ sein müssen. Andere Autoren aber, wie STAUFFACHER (1911 a, 1914) und DOFLEIN (1916, S. 15) finden wieder völlige Löslichkeit des Linins bei künstlicher Verdauung. Denkbar wäre es ja, daß die Nucleoproteide des Linins größere Verschiedenheiten bezüglich der Mengen ihrer beiden Komponenten zeigen könnten, d. h. des in Pepsin-Salzsäure unverdaulichen und des verdaulichen albuminoiden Anteils. Und die schroffe Stellungnahme, die z. B. RŮŽIČKA (1908 c) gegenüber der Verknüpfung des Linins (resp. Plastins) mit Nucleoproteiden zeigt, könnte dadurch gegenstandslos werden. Dieser Forscher weist auf mannigfache Unterschiede in den Reaktionen von Chromatin und Linin hin. Am wichtigsten ist davon, daß Trypsin wie Alkalien und stärkere Säuren das Chromatin, wie wir hörten, lösen, während das „Plastin“ und damit auch das Linin von ihnen „in keinerlei Weise verändert“ werden soll. Das ist zweifellos nur bedingt richtig und könnte evtl. durch unsere eben ausgesprochene Kompromiß-Vermutung erklärt werden. Man vergißt eben nur zu leicht, daß auch beim Chromatin von Unveränderlichkeit durch Quellung zur Lösung zahlreiche Übergänge vorhanden sind und daß es sich bei einer Gegenüberstellung von Chromatin und Linin nur um graduelle Differenzen handeln könnte. Denn ZACHARIAS (1909, S. 223), A. MEYER (1920, S. 496) und PRATJE (1920, S. 105) berichten resümierend, daß eine Quellung in verdünnter Kalilauge verhanden sei, die bei Erwärmen zur Lösung führe. Und ebenso wirkten andere Alkalien lösend ein. Auch NĚMEC (1910, S. 326 ff.) berichtet, daß das Kernreticulum sich in 1 bis

[1]) Ausdrücklich sagt J. REINKE, daß das Plastin stets phosphorhaltig sein soll (2,15 %). Und es stelle wohl ein Produkt der Synthese aus einem Eiweißstoff und einem Nuclein unter Eintritt einer größeren stickstofffreien Gruppe dar (J. REINKE 1883).

3% Kalilauge zum größten Teil lösen könne, in den meristematischen Kernen früher als in den ausgewachsenen. Was endlich die Unlöslichkeit gegen Trypsin anlangt, die neben RŮZIČKA (1908, 1910 a) auch STAUFFACHER (1914, S. 404) lehrt, so haben wir gerade eine neue Angabe von HABERLANDT (1918 b), wonach die tryptischen Enzyme des Verdauungskanals stets das gesamte Linin zur Lösung bringen. RŮZIČKAS Schlußfolgerung, daß das „Plastin" zu den Albuminoiden gehöre und vom Chromatin weit zu trennen sei, erscheint mir in keiner Weise berechtigt zu sein. Und wenn gar ältere und neuere Autoren wie DANGEARD (1898), RŮZIČKA (1908 c), STAUFFACHER (1911 b, 1914) V. DERSCHAU (1911, 1914) das „Achromatin" des Kernes mit dem Cytoplasma ohne weiteres identifizieren wollen, ja beide sogar, wie SCHAXEL (1912, S. 4) „nur durch den verschiedenen Gehalt an Enchylema" unterscheiden möchten, so scheint mir da eine unbewußte Beeinflussung durch ähnliches Verhalten gegenüber unseren Farbstoffen eine größere Rolle zu spielen, als die betreffenden Autoren werden zugeben wollen. Und sollen wir denn wirklich uns zu des alten SCHMITZ (1880 b, S. 186) Meinung bekennen, daß die Grundsubstanz des Kernes nichts anderes sei „als ein besonders abgegrenzter, verdichteter und substanzreicher Abschnitt des Protoplasmakörpers selbst, der unter geringer substanzieller Veränderung besonderen physiologischen Funktionen besonders angepaßt ist?" Denn darauf würde doch letztenfalls die Annahme einer Identität der Grundsubstanzen hinauslaufen.

Das morphologische Verhältnis des Chromatins zum Linin wird für gewöhnlich so aufgefaßt, daß das letztere die Grundlage bildet, in der ersteres eingelagert ist; d. h. also, bei Annahme einer „festen" Wandstruktur würde das Linin das Dispersionsmittel nicht nur für den in dem „Emulsoid" enthaltenen Kernsaft, sondern auch innerhalb der Wandung für das Chromatin bilden. Dieses müßte also stets dispers verteilt sein, gleichgültig, ob im übrigen der Kern Hydrosol- oder Gelcharakter aufwiese. Und meist denkt man wohl, daß das Chromatin dabei vom Linin produziert wird, seltener (DAVIS 1904/05, S. 374, VEJDOVSKI 1912), daß sich der umgekehrte Prozeß abspielt. Daß überhaupt leichte Verschiebungen zwischen beiden „Stoffgruppen" zu bemerken sind, folgert man meist, wenn man die außerordentlich großen Verschiedenheiten beobachtet, die in den Mengenverhältnissen zwischen ihnen sein können, zuweilen schon, wenn man nahe nebeneinanderliegende Zellen miteinander vergleicht. Bei Doppelfärbungen mit basischen und sauren Farben, von denen die eine blau oder grün, die andere rot war, hatten schon vor längerer Zeit einzelne Forscher beobachtet, wie different sich die Nuclei darin färben können. Das hatte zum Begriff der „Chromo"- oder „Chromatophilie" geführt, und man unterschied „cyanophile" und „erythrophile" Kerne. AUERBACH (1890, 1891) für tierische, SCHOTTLÄNDER (1892), KRASSER (1892), ROSEN (1893, 1896), KARSTEN (1893 a), ZACHARIAS (1893 a), RACIBORSKI (1893 c) usw. für pflanzliche Kerne führten das näher aus. Es handelte sich dabei vorzugsweise um Mischungen von Methylenblau, Methylgrün, Anilinblau usw. einerseits, Säurefuchsin, Eosin, Karmin[1]) usw. andererseits. Oder man sagte auch,

[1]) Ich mache aber darauf noch besonders aufmerksam, daß unter diesen roten Farbstoffen sowohl saure wie basische waren.

die cyanophilen Kerne seien reich an „Chromatin“ oder „Nucleinen“, die erythrophilen an „Linin“ oder „Plastin“. So differierten z. B. die ♂ und ♀ Geschlechtskerne der höheren Pflanzen stark in ihrer Färbung: die Eikerne färbten sich rot, die ♂ Nuclei blau oder grün. Im Embryosack unterschieden sich wieder die cyanophilen Antipodenkerne von den erythrophilen des Eiapparats (RACIBORSKI 1893c, PREDA 1897, CH. BERNARD 1900 usw). Und innerhalb der Pollenkörner standen den cyanophilen „generativen“ Nuclei die erythrophilen „vegetativen“ gegenüber. Vorübergehend wurden gar die verschiedenen Tinktionen der beiden Sorten von Sexualkernen mit der geschlechtlichen Differenzierung in Verbindung gebracht (AUERBACH 1891), aber schon STRASBURGER (1892a) und ROSEN (1896) warnten vor solchen Schlüssen, denn bereits während des Befruchtungsaktes konnte die Verschiedenheit der Färbung geschwunden sein.

STRASBURGER (1892a, S. 35ff) hatte gemeint, daß die cyanophile resp. „basophile“ Reaktion von schlechter Ernährung des Kernes, die erythrophile resp. „acidophile“ von guter herrühren sollte. Und auch M. u. P. BOUIN (1899) stimmten damit noch im wesentlichen überein. Gelegentlich mag das auch wirklich zutreffen (siehe z. B. auch DANGEARD 1900a, S. 12 für *Colpodella pugnax*). Aber RACIBORSKI (1893c, S. 251) hatte gerade an den später zugrunde gehenden Nucelluszellen von *Hosta, Fritillaria* usw. typische Erythrophilie gesehen und ROSEN (1896) hatte darauf aufmerksam gemacht, daß in vegetativen Geweben die meristematischen Kerne blau, die ausgewachsenen rot gefärbt seien und daß hier der Umschlag der Chromatophilie mit dem Aufhören der Teilungsfähigkeit eintreten könne. Nichts spreche doch dafür, daß z. B. die Kerne der dem baldigen Untergang geweihten äußersten Zellreihen der Wurzelhaube, die sich durchweg rot färbten, so viel besser ernährt wären als die am Vegetationspunkt. Ganz ähnlich fragte PREDA (1897), warum denn gerade die so ephemeren Synergidenkerne erythro- und nicht cyanophil wären. Auch hatte FR. SCHWARZ (1892) schon bemerkt, daß die Chromatinabnahme, also das Aufhören der Cyanophilie, nicht vom Ernährungszustande der Zelle abhänge. Denn die sehr inhaltsreichen und viel Reservestoffe führenden Zellen mancher Samen und Knollen haben nur wenig Chromatin, sind also erythrophil. Ebenso zeigte LIDFORSS (1897) an Pollenkörnern, daß trotz sehr reichlicher Zuckerernährung die Chromatophilie der ♂ Kerne nicht umschlug. Und bei Hungerzuständen wird im allgemeinen die Cyanophilie verschwinden, und die Erythrophilie tritt hervor. Das war aber gerade das Gegenteil von dem, was STRASBURGER vom Boden seiner Theorie aus fordern mußte. Des weiteren nenne ich noch ZACHARIAS (1894, 1895, S. 247) und LAVDOVSKY (1894, S. 389), die sich sehr skeptisch zu STRASBURGERS Ansicht stellten. ZIMMERMANN (1895, 1896, S. 31—32) prüfte die Tatsächlichkeit der Beobachtungen nach und erkannte ebenso wie RACIBORSKI (1893c), daß die Vorbehandlung der Objekte den Hauptausschlag für die Tinktion geben könne und daß verschiedene Pflanzen sich ganz verschieden verhielten. Den vernichtenden Schlag gegen die Benutzung von Färbungsunterschieden für die chemische Natur der Kerngerüstsubstanzen führte dann aber erst ALFRED FISCHER (1899). Bei Innehaltung bestimmter Vorschriften konnte die Tatsächlichkeit der Cyanophilie leicht erwiesen werden.

Besteht das blaurote Gemisch aus zwei basischen Farbstoffen, so muß der blaue konzentrierter sein. Überwiegt der rote, wird das Blau „ohnmächtig“. Ist eine Säure da, wird das Chromatin sich blau färben, wenn der basische Farbstoff blau, der rote sauer ist. L. HEINE (1896) hatte schon für tierische Gewebe gezeigt, daß z. B. in Safranin — Methylgrün, also bei 2 basischen Stoffen, sich nach Vorbehandlung mit schwacher Essigsäure das Chromatin rot, nach solcher mit verdünntem Ammoniak grün färbt (s. a. BRÜEL 1915, S. 834).

Aber FISCHER stellte auch fest, daß es sich bei der Färbung um Wirkungen der jeweiligen Kernstrukturen handelt. Die „locker gebauten“ Kerne werden rot, die „fester gebauten“ blau gefärbt. Der saure Anteil aus den Farbgemischen diffundiert nämlich etwas vor dem basischen heraus und wird von den Kernen nach Möglichkeit adsorbiert. Alles, was keine Farbe dabei annimmt, weil es wegen seines „festen“ Baues zu großen Widerstand bei der Adsorption bietet, fällt dann aber dem zweiten langsameren Komponenten des Farbgemisches zum Opfer. Da der blaue, basische, Anteil nun intensiver als der rote, saure, färbt, so ist damit die Chromatophilie „bestimmt“. „Das mysteriöse Dogma AUERBACHS, daß das weibliche Geschlecht das Rot der Liebe, das männliche aber das Blau der Treue bevorzuge, löst sich also auf als die banale Folge einer einfachen physikalischen Differenz[1].“

Die mit solcher Verve vorgetragene Lehre[2]) entzog den „chemischen“ Theorien bald allen Kredit. Zeigte doch kurze Zeit darauf MIEHE (1901, S. 120ff), daß selbst ein und derselbe Kern sich zur Hälfte „erythro“-, zur Hälfte „cyanophil“ färben könne, wenn er nämlich nur noch zum Teil in seiner ursprünglichen Zelle geblieben und im übrigen in die Nachbarzelle gepreßt war (vgl. Kap. 4c). Dabei ging es dann nie ohne eine Zusammendrückung der Substanz ab, und mit der „dichteren“ Struktur war sofort der Farbenumschlag da (vgl. auch SCHRAMMEN 1902 u. SCHÜRHOFF 1906).

Und doch ist, wie zu erwarten war, auch gegen die rein „physikalische Theorie“ eine Reaktion aufgetreten. Wir haben hier im Grunde die gleiche Fragestellung, wie wir sie oben (S. 43) bei der Theorie der Färbungen überhaupt gaben, und wir haben auch die gleiche Antwort darauf.

Nach dem mikroskopischen Bilde ist nicht daran zu zweifeln, daß die Masse der „Gerüstsubstanzen“ im Kern sehr wechseln kann und daß unter Umständen die Chromatin- und Lininmengen so gering sind, daß sie nur in ganz feiner disperser Verteilung im Kernsaft sich befinden. Dann ist der Nucleus praktisch gesprochen „chromatinarm“.

Bei der gleichen Menge der dispersen Substanz, wenn diese nur in „dichteren Körnern“ ausgefällt wäre, könnte gleich stärkere Färbbarkeit und damit ein größerer Gehalt von „Chromatin“ erschlossen werde. Das wäre freilich ein Trugschluß, auf den z. B. ARNOLDI (1903) hinweist. Aber daneben beobachten wir doch genug Fälle, in denen wir kaum an größerer Armut aller mit basischen Farbstoffen sich tingierenden Proteide zweifeln dürfen. Und solche Nuclei machen

[1]) Man vgl. aber die neuen Ausführungen von KELLER (1918, S. 147—148 und 245 ff.), der die alten Angaben über differente Färbung wieder aufnimmt und auf entgegengesetzte elektrische Ladungen der Geschlechtszellen zurückführen möchte.

[2]) Wie unerwartet sie aber weiten Kreisen kommen mochte, geht wohl am besten aus dem Satze CH. BERNARDS (1900, S. 26 Sep.) hervor: „La chromatophilie n'est plus à démonstrer; tout le monde l'admet aujourd'hui.“

Stauffacher (1910a, 1911a und b) und v. Derschau (1911, 1914) zum Ausgangspunkt ihrer Spekulationen. Sie knüpfen an die Vorstellungen an, von denen wir oben schon hörten (s. besonders Zacharias 1893a), daß das „Chromatin" den Nucleinen, das „Linin" dem Plastin entspräche, und sie suchen zu erweisen, daß ersteres da nur in größeren Mengen produziert werde, wo die Zelle einen größeren Stoffumsatz erfordere. Das „Basichromatin", wie sie dieses im Gegensatz zum „oxychromatischen" Linin nennen, ist ihnen also in erster Linie der Stoff, der bei der Determinierung der jeweiligen Zellfunktion die Hauptrolle spielt.

Die Namengebung ist schon zu beanstanden, denn M. Heidenhain hatte mit Oxychromatin (1907) eine andere im Linin „eingebettete" Modifikation des Chromatins verstanden, aber nicht etwa dieses mit dem Linin identifizieren wollen. Ja, der Autor will dieser für die Allgemeinheit, jedenfalls für die Pflanzenzelle[1]), doch noch sehr strittigen Stoffklasse sogar schon bestimmte Funktionen übertragen. Sie soll (S. 163) nämlich in erster Linie die Aufgabe haben, phosphorreichere Gruppen durch Synthese zu erzeugen, welche dann vom Basichromatin assimiliert werden. Kerne, die nicht mehr in Teilung treten, sollen arm an Basi-, dagegen reich an Oxychromatin sein.

Aber unseres Erachtens entfernen sich Stauffacher und v. Derschau noch allzusehr von dem, was wir wirklich exakt erschließen dürfen. Denn eben die Differenzen zwischen ihrem Basi- und Oxychromatin sind doch gerade noch nicht einwandfrei festzustellen. Anders wäre es dagegen, wenn sie nur darauf hinweisen würden, daß der Gehalt an „disperser Substanz" in manchen Kernen überhaupt so gering sei, daß jede charakteristische Nucleartinktion (und das ist ja die „basichromatische") ausbleibt. Das haben wir in der Tat oft zu konstatieren. Bei Algen und Pilzen sehen wir es überaus häufig. Was man zuweilen als „Bläschenkern" bezeichnet, gehört z. B. hierher. Ferner ist auch oft gerade für die Sporen der Pteridophyten die „Chromatinarmut" in diesem Sinne hervorgehoben worden. (Zacharias 1887a, Campbell 1888a, 1891, 1892, 1911b, Farmer 1890, Thom 1899, Berghs 1907, Strasburger 1907a). Und die Eizellen liefern eigentlich aus allen Pflanzenklassen (Behrens 1886 für *Fucus* Schottländer (1892), Rosen (1893), Loew (1906a, S. 22), Chamberlain (1910b), Keller (1918, S. 247) usw., um nur ein paar Autoren zu nennen) typische Beispiele für „wässerige Kerne", oft vielleicht aber nur deshalb, weil der relativ plötzlichen Kernvergrösserung die Synthese der „Gerüstsubstanzen" nicht schnell genug folgen konnte. (Vgl. auch Zacharias 1898, S. 392, hier ältere Literatur).

Interessanter sind in dieser Hinsicht noch die Daten, welche angeben, wie Veränderung der Außenfaktoren auf den Stoffumsatz im Kern einwirkt. Höhere Temperaturen rufen eine Vermehrung, niedere eine Verminderung des „Chromatins" hervor (Schrammen 1902, Georgevitsch 1910b). Ebenso geht bei Einwirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen (Körnicke 1905), wie infolge des Ausgesogenwerdens der Zelle durch Parasiten (Dangeard 1892b, S. 275, Nawaschin 1899, Tischler 1901b, v. Guttenberg 1905, 1909, v. Derschau 1907, S. 175, Robinson 1913 usw.), wie bei besonders starker Enzymproduktion seitens der Zelle (Matruchot und Molliard 1903, Beauverie 1906) Chromatin so „in Lösung", daß die Kerne „leerer" aussehen. Es würde viel zu weit

[1]) Denn die Ausführungen von Balls (1910) über Basi- und Oxychromatin sind alles andere eher als in irgend einer Richtung beweiskräftig.

führen, die Angaben hierfür aus der Literatur aufzuhäufen. Was mit dem „Chromatin“ weiterhin geworden ist, wissen wir nicht.

So ist eigentlich der Stand der Frage nach der Natur der Chromatin- und Linin-Substanzen sowie nach ihren eventuellen Differenzen zurzeit überaus unbefriedigend. Wir sind eben immer wieder auf mikrochemische Reaktionen angewiesen und wir erkennen, daß selbst nicht einmal die Basis für ihre Verwertbarkeit exakt gewonnen ist. Der alte Gegensatz zwischen „Nur-morphologischem“ und „Chemischem“ klafft also noch immer.

Man kann deshalb wohl verstehen, daß eine Anzahl von Autoren demgegenüber eine radikale Lösung in anderem Sinne versuchen und alles, was färberisch verschieden ist, nur für im Grunde recht belanglose Modifikationen einer Substanz annehmen. Nahe gelegt ist dieser Schluß ja bei extremer Befürwortung der „Adsorptions-Theorie“. Und GRÉGOIRE (1899b)[1]), VAN WISSELINGH (1899), GRÉGOIRE und WYGAERTS (1903), SYPKENS (1904), MARTINS MANO (1904), MALTE (1910), SHARP (1913), LIEHR (1916), vor allem aber LUNDEGÅRDH (1910b, S. 177, 1912c, S. 270) treten für absolute Einheitlichkeit aller „Gerüstsubstanz“ ein. Letzterer proponiert, um das auch äußerlich zur Erkenntnis zu bringen, den neuen Namen des „Karyotin“ dafür. Dabei wollen sich die Autoren chemisch durchaus noch nicht binden. Entscheidend für LUNDEGÅRDH ist eben nur die Tatsache, daß bei den meisten gebräuchlichen Färbemethoden zu sehr der Zufall entscheidet, was gefärbt wird und was ungefärbt bleibt. Speziell bei der neuerdings so beliebten Hämatoxylin-Tinktion wird zuerst ja immer überfärbt und dann in Eisenalaun ausgewaschen. Aber die Unterbrechung dieser Auswaschung, der „Grad der Differenzierung“, ist hier ganz willkürlich und ausschließlich dem Takt des Präparators überlassen, der das Färbeverfahren dann beendet, wenn die Strukturen ihm „klar genug“ erscheinen. Dieser skeptische Standpunkt ist wohl in der Tat allein im Augenblick voll vertretbar. Aber wir werden aus praktischen Gründen im Verfolg unserer Darstellungen die alten Worte Chromatin und Linin weiter gebrauchen, wenn wir den Grad der färberischen Differenzierung zum Ausdruck bringen wollen. Irgendeine tatsächlich damit vorhandene Differenz im Sinne von STAUFFACHER und v. DERSCHAU soll damit nicht ausgedrückt sein.

Demgegenüber ist nun der Kernsaft, das Karenchym, die Karyolymphe[2]) — oder wie BERTHOLD (1886, S. 48) ihn sehr bezeichnenderweise zu nennen vorschlug: die Kerngrundmasse sicherlich physikalisch und chemisch weit vom Karyotin abzurücken. Wir dürfen wohl in ihm wasserlösliche Eiweißstoffe und zwar Albuminoide sehen (z. B. CHODAT (1911, S. 119), die von Alkohol körnig ausgefällt und fast ganz in Pepsin-Salzsäure gelöst werden. Selbstverständlich wird auch dies eine kolloide Lösung sein; also die Phase, die dem Karyotin den Gerüstcharakter aufzwingt resp. die es dispers im Kern verteilt hält, ist in sich nicht einheitlich. Und sicherlich hat die Karyolymphe nicht die Bedeutung für den Kern wie das Karyotin, weil sie periodisch, und zwar bei jeder Kernteilung, aus dem Kern zum größten Teil in das

[1]) Nicht dagegen 1906, S. 312, wo er für zweierlei Substanzen eintritt!

[2]) FR. SCHWARZ 1892 wollte ihn als „Paralinin“ bezeichnen, doch hat sich der Name nicht eingebürgert.

Cytoplasma ausgestoßen wird, um dann von dem Karyotin in den „Tochterkernen“ neu produziert zu werden (vgl. Kap. 5, e, f). Wie weit daher Wasser aus dem Cytoplasma aufgenommen wird, und weshalb dann im Ruhekern wieder die Durchmischung des neuen Kernsaftes mit dem Gel der „Chromosomen“ vorgenommen wird, ist uns leider wieder noch unbekannt.

Mit hoher Wahrscheinlichkeit dürfen wir aber schon jetzt m. E. die Nucleolen als ein Abscheidungsprodukt seitens des neugebildeten Kernsaftes auffassen. Damit ist ja indirekt auch eine Beziehung zum Karyotin selbst gegeben; aber eine direkte Herleitung der Nucleolarsubstanz aus dem Chromatin resp. dem Karyotin, die manche Forscher vertreten, erscheint mir sehr unwahrscheinlich. Die Nucleolen haben eine Reihe von „Reaktionen“ mit dem „Linin“ gemeinsam und werden darum öfters auch auf „Plastin“ zurückgeführt[1]), zuerst wohl von ZACHARIAS (1883, 1885). Ja EISEN (1899) nannte sie direkt Lininoplasten.

Bei den oben genannten Tinktionen in blau-roten Gemischen färben sie sich meist rot wie das „Linin“, und man schloß auf die gleiche „oxychromatische“ Grundlage (STAUFFACHER 1911b, 1914, v. DERSCHAU 1911, 1914). Auch die sonstigen Reaktionen, die für die Nucleolen angegeben werden (s. Zusammenf. bei ZACHARIAS 1909, S. 222, A. MEYER 1920, S. 208, 219, 497, PRATJE 1920, S. 105) sind meist ähnlich dürftig, wenn man sie auf ihre „Spezifität“ betrachtet. Das Wichtigste schien das Farblosbleiben in Methylgrün-Essigsäure, die Unlöslichkeit resp. schwere Löslichkeit in gewissen Alkalien (z. B. Na_2SO_4, $MgSO_4$ und ammoniakalischer Carminlösung, ja 10% Sodalösung), wie in 10% Kochsalzlösung, ferner die schwere Löslichkeit in stärkeren Säuren[2]), endlich die rasche Auflösung in Pepsin-Salzsäure, wie die schwere Löslichkeit in Trypsin.

Aber bei diesen andersartigen Löslichkeitsverhältnissen weiß doch ZACHARIAS selbst schon auf Ausnahmen hinzuweisen und GROSS (1916, S. 347) hat für das (tierische) Anodonta-Ei gezeigt, daß, sofern er die Alkalien und Kochsalzlösung auf die lebenden anstatt auf die fixierten Nucleolen einwirken ließ, auch die Nucleolen recht schnell sich auflösten, ja sogar schneller als das „Chromatin“. Und die immer als vorzüglichste Unterscheidungsmittel benützten verdauenden Enzyme müssen wir leider auch skeptisch beurteilen. Denn einmal hörten wir oben vom „Linin“, daß die Autoren sich hier noch durchaus nicht einig über seine Löslichkeit oder Unlöslichkeit in künstlichem Magensaft sind, und dann gaben bereits die ersten Untersucher, wie ZACHARIAS (1885) und BERTHOLD (1886, S. 49, 50) an, daß ein Teil der Nucleolar-Substanz — und zwar wechselnd bei den einzelnen Arten — auch hier unlöslich ausgefällt wird. Darnach wäre ein wirklich durchgreifender Unterschied auch hierin nicht vorhanden. Kolloidchemisch können wir die Nucleolen als ein homogenes Gel, eine „amikroskopisch strukturierte Tröpfchen-

[1]) FR. SCHWARZ (1892) wollte ihre Substanz mit „Pyrenin“ bezeichnen.

[2]) NĚMEC (1910a, S. 322) berichtet zwar, daß man die Nucleolen in den Kernen von Wurzelspitzen (*Vicia, Lilium*) durch Salz- wie Phosphorsäure unter Umständen eher als das „Chromatin“ in Lösung bringen könne, wenn auch in einigen Fällen erst nach Behandlung mit heißem Wasser. TRÖNDLE (1912, S. 731) konnte das aber nicht bestätigen und BERNHARDS, der auf Veranlassung von A. MEYER (mitgeteilt von A. MEYER 1920, S. 210) die Differenz zur Entscheidung bringen wollte, mußte TRÖNDLE recht geben.

gallerte“ (A. MEYER 1920, S. 189—194) bezeichnen. Im Gegensatz zu dieser anscheinenden physikalischen Einheitlichkeit möchten manche Autoren große Verschiedenheiten in chemischer Hinsicht postulieren. UNNA (1913b) glaubt z. B. außer basophilen Globulinen ein oxyphiles „Nucleolin“ und „Plastin“ unterscheiden zu sollen. Da die Resultate aber durchweg durch Färbung gewonnen sind, wollen wir nicht weiter auf sie eingehen.

Am interessantesten wäre es natürlich für uns zu wissen, ob wirklich „Plastin“ in den Nucleolen vorkommt, d. h. der gleiche Stoff, der auch in dem achromatischen Teil des Kerngerüstes sich findet. Es läßt sich aber m. E. zurzeit absolut nicht feststellen, ob die unlöslichen Teile, die bei der künstlichen Verdauung ausgefällt werden, irgendwie chemisch mit den sonstigen unlöslichen Teilen des Kernes identisch sind. Und ebenso scheinen mir die Beweise in der Luft zu schweben, daß die Nucleolen „chromatinhaltig“ sein können. Wir finden es immer wieder und wieder angegeben. Schon FLEMMING (1882) — und ähnlich wohl auch SCHMITZ (1880b, S. 171 ff., 1882, S. 167) — halten die Kernkörperchen für die Stellen, an denen das Chromatin gebildet wird. Dann wollte MACALLUM (1896, s. a. 1908a) aus seinen „Eisenreaktionen“ bei *Erythronium*-Nucleolen auf Chromatingehalt schließen. Freilich werden wir gleich sehen, daß diese Reaktionen nichts beweisen. Und in der Folgezeit häufen sich die Angaben über den Chromatingehalt der Nucleolen. Wir nennen hier die von CAVARA (1897, 1898a und b, 1902), der sogar das Chromatin an bestimmter Stelle, nämlich an der Peripherie im Nucleolus gebildet wissen wollte, sowie die von PARATORE (1901); und unter bestimmten Außenconstellationen glaubten selbst zwei Forscher der STRASBURGERschen Schule, HOTTES (mitget. von STR. 1900a) und SCHRAMMEN (1902) an die Möglichkeit der peripheren Lagerung von Chromatin im Nucleolus. Aber bereits LONGO (1898a und b, 1899b) hatte das Irrtümliche von CAVARAS Funden bewiesen[1]). Und NĚMEC (1900, S. 38) zeigte zudem, daß die Beobachtungen zwar richtig sein können, aber unrichtig gedeutet sind. Denn er sah, wie „öfters, besonders in Zellen, welche eine längere Ruheperiode durchmachen, an der Oberfläche der Nucleolen dicht angehäufte Chromatinkörnchen“ liegen können. „Diese Körnchen können zu einer förmlichen, den Nucleolus umgebenden Schale zusammenfließen, und dies könnte zu Irrtümern verführen.“ Mit Chloroformdämpfen behandelt, konnten Chromatin und Nucleolarsubstanz jedoch sofort getrennt werden. Denn ersteres ballte sich dann neben dem Nucleolus zu mehreren kleinen Kügelchen zusammen.

Es scheint mir müßig, alle Autoren zu nennen, die überhaupt für den Chromatingehalt der Nucleolen bei höheren Pflanzen, speziell vielfach bei Moosen, eintreten. Hervorgehoben seien indes GUIGNARD (1884, 1885a), MANN (1892), DE WILDEMANN (1893), FARMER (1895c), DIXON (1899), GOLENKIN (1899), WIEGAND (1900), BL. GARDNER (1901), DUCAMP (1902), R. HERTWIG (1902a), CAMPBELL (1902), COKER (1902, 1903b), GREGORY (1904), WAGER (1904b, 1905), WÓYCICKI (1906), BEER (1906b), CARDIFF (1906), CHAMBERLAIN (1906) FARMER u. DIGBY (1907), BERGHS (1907), ARENS (1907a), VON DERSCHAU (1907, 1911, 1914), GEORGEVITSCH (1908), DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN

[1]) Die Polemik CAVARA-LONGO wurde mit einer Leidenschaft geführt, wie wir sie nicht oft in der Cytologie antreffen und wie sie gar nicht im Verhältnis zu der Wichtigkeit des Gegenstandes stand. Das Hauptargument CAVARAS aber bildete eigentlich — die „Jugend“ seines Gegners!

(1907, 1908), M. WILSON (1909), DARLING (1909), STAUFFACHER (1910a, 1911b, 1914), BALLS (1910), DIGBY (1912), BLISS (1912), NICOLOSI-RONCATI (1912b), N. WALKER (1913), UNNA (1913b), YORK (1913), REED (1914), GOLDSCHMIDT (1916). Aus den letzten Jahren habe ich keine diesbezüglichen Angaben mehr gefunden.

Der Chromatingehalt der Nucleolen ist somit wohl nicht bewiesen. Und ebenso dürfen wir aus dem verschiedenen Grad der Chromatophilie, der bisweilen bei den Nucleolen zweier benachbarter oder gar eines und desselben Kerns gesehen wurde (WAGER 1893, FERGUSON 1901a und b für *Pinus*, COKER 1903b für *Taxodium*, PAMPALONI 1903 für *Psilotum*, CH. E. ALLEN 1905 für *Coleochaete*, TISCHLER 1906b für *Bryonia* usw.) irgendwelche Schlüsse in chemischer Hinsicht ziehen.

So muß man wohl auch die temperamentvollen Angriffe STAUFFACHERS und v. DERSCHAUS gegen die „herrschende Lehre" als zu wenig begründet betrachten, denn ihre ganze Beweisführung basiert eigentlich nur auf Anwendung der „BIONDIschen" Färbung. Alles, was von „inneren" und „äußeren Kernbrücken" berichtet wird, auf denen das im Nucleolus gebildete Chromatin zum Kerngerüst und dann weiter ins Cytoplasma geführt wird, ist denn auch, soweit ich sehe, von den Fachgenossen zumeist mit Stillschweigen behandelt und damit ausreichend kritisiert worden. Es beruhen ihre Angaben im Grunde immer wieder auf dem alten Fehler vieler Morphologen. Man betrachtet die Bilder zu naiv und meint, weil unsere Augen zwei Dinge gleich sehen, so müßten sie auch gleich sein. Und oft ist das gar nur nach Hämatoxylin-Färbung gesagt, wie es z. B. CHAMBERLAIN (1906, S. 351) für die „jacket cells" der Archegonien von *Dioon* tut: „The nucleolus becomes saturated with a substance which stains black with iron haematoxylin, and the chromatin first becomes conspicuous and then obscured by a substance which also stains black and may be the same as that in the nucleolus." Wir haben vielmehr allen Grund, was STRASBURGER schon 1895 betonte, anzunehmen, daß die Nucleoproteide oder wenigstens ihre Vorstufen (siehe S. 40ff.) im Cytoplasma erzeugt werden. Und ein doppelter Modus der Entstehung, den freilich bereits FARMER (1895c, S. 512) wollte, ist mir an und für sich ganz unwahrscheinlich.

Demgegenüber gibt es bei Algen und Pilzen eine Anzahl von Gattungen, bei denen auch sehr kritische Beobachter nicht nur den Chromatingehalt der Nucleolen für erwiesen ansehen, sondern sogar die Gesamtbildung der „Chromosomen" aus ihnen ableiten. Man spricht dann von „Amphinucleolen" (DOFLEIN 1916). Doch war man bis vor kurzem ziemlich freigebig mit dieser Bezeichnung und schränkt neuerdings auch hier auf Grund verbesserter Mikrotechnik die Fälle immer mehr und mehr ein. OLTMANNS (1905, S. 90) in seinem großen Algenbuch meinte noch, daß der Nucleolus bei zahlreichen Grünalgen (Conjugaten, Protococcales, Volvocales, Siphonales), ferner bei Dictyotaceen und Fucaceen sowie Florideen chromatinhaltig sein könne, v. NEUENSTEIN (1914) läßt davon in seiner Zusammenfassung nur noch die Fälle von *Spirogyra*, *Sphaeroplea* (GOLENKIN 1899) und gewissen Florideen gelten. (DAVIS 1898, WOLFE 1904, KURSSANOW 1909, J. F. LEWIS 1909, SVEDELIUS 1911 bis zu gewissem Grade[1]). *Sphaeroplea* ist nun schon

[1]) Denn auch die 1907, S. 20 publizierten Angaben von PERAGALLO für Diatomeen sind wohl zu streichen.

vor Jahren durch KLEBAHN (1899) aus dieser Liste herausgenommen worden und auch MAC ALLISTER (1913a, S. 686) äußert Bedenken. Und bezüglich der Florideen hat ein so vorzüglicher Forscher wie KYLIN (1916a) gerade für ein „Paradebeispiel", nämlich *Griffithsia* die Haltlosigkeit der bisherigen Angaben nachgewiesen. Sollte nicht trotz der nicht sehr überzeugenden neueren Angaben von L. C. DUNN (1917) für *Dumontia* und CLELAND (1919) für *Nemalion* auch das gleiche bei den andern Florideen-Gattungen gelten? Und sonst kenne ich nur noch die gleichfalls neuere Angabe von GEORGEVITSCH für *Padina* (1918), die auch erst zu verifizieren wäre. Es bleibt damit also in der Tat nur *Spirogyra* als einzige Gattung unter den Algen übrig, die ziemlich unbestritten echte Amphinucleolen besitzt. Wir werden es ZACHARIAS (1885, 1888b, 1898, S. 97, 1902, 1909, S. 216) und A. MEYER (1920, S. 190) nachempfinden, wenn sie am liebsten auch diese „Ausnahme" beseitigt sehen möchten. Das scheint mir aber nicht möglich, denn hier ist der Kern immer wieder und wieder genau untersucht, und ein so guter Beobachter wie TRÖNDLE (1912) ist von dem „Chromatingehalt" des Nucleolus überzeugt. STRASBURGER hatte (1880a) zum erstenmal auf die Sonderstellung des *Spirogyra*-Kerns hingewiesen. MACFARLANE (1881), TANGL (1881), FLEMMING (1882), CARNOY (1884), STRASBURGER erneut (1884b), MEUNIER (1887), MOLL (1893), DEGAGNY (1893a—c, 1894), MITZKEWITSCH (1898), VAN WISSELINGH (1898), BERGHS (1906), KARSTEN (1908), endlich TRÖNDLE (1911, 1912) haben das dann näher ausgeführt. Frappierend ist jedenfalls der Nucleingehalt des Kernes. Aber wir sahen oben (S. 44 ff.), daß in rein chemischer Hinsicht eine scharfe Grenze zwischen „Chromatin" und „Achromatin" sich unmöglich ziehen läßt. So könnten auch solche „Amphinucleolen" nur extreme Ausprägungen von Kernkörperchen bedeuten, wie sie sich bei gewissen niederen Pflanzengattungen noch erhalten haben. Gleich die nächsten Verwandten verhalten sich übrigens ganz nach der Norm, denn weder *Zygnema* (ESCOYEZ 1907b, DANGEARD 1909b, KURSSANOW 1911a) noch die untersuchten Desmidiaceen (LUTMAN 1911a, VAN WISSELINGH 1910a, 1912a) haben chromatinhaltige Nucleolen.

Aber nach den Erfahrungen der Flagellaten-Forscher scheint es sicher zu sein, daß in manchen Fällen hier die Chromosomen sich noch nicht aus dem „Außenkern" bilden und auf den Nucleolus zurückzuführen sind. Unzweifelhaft glaubte man dies irrtümlich früher weit allgemeiner vorkommend, als es tatsächlich der Fall ist. Nur bei gewissen Gattungen der Amöben (*Hartmanella* JOLLOS 1917), vielleicht auch der Flagellaten: (*Cyathomonas, Chilomonas* HARTMANN und CHAGAS 1910, *Scytomonas*: SCHÜSSLER-HARTMANN 1917) dürfte in der Tat sich die Differenzierung noch nicht eingestellt haben. So wäre es denn immerhin denkmöglich, daß einerseits bei einigen Grünalgen, anderseits bei einigen Vertretern der verschiedenen Flagellaten-Abkömmlinge noch dieser phylogenetisch niedere Zustand erhalten geblieben ist. Denn ziemlich übereinstimmend hören wir für Chytridiaceen (F. L. und A. C. STEVENS 1903; diese berichten freilich nur von Chromatin, das den Nucleolus dicht umlagert, weiter von KUSANO 1907a, b, usw., PAVILLARD 1910, S. 522, GRIGGS 1908), Acrasieen (PINOY 1907, SKUPIEŃSKY 1918b) und Plasmodiophoraceen (V. PROWAZEK 1905, MAIRE und TISON 1909b, 1911, BLOMFIELD und SCHWARTZ 1910, OSBORN 1911 usw.) ganz ähnliches wie für *Spiro-*

gyra[1]). Nirgends aber liegen so genaue mikrochemische Studien vor wie für die vielgenannte Alge. Wenn wir auch für die anderen Pilze vielfach — namentlich in früheren Jahren — entsprechende Angaben finden, so brauchen wir diese doch nicht allzu hoch zu bewerten, denn die Kleinheit der Nuclei erschwert resp. erschwerte hier zu sehr eine exakte Beobachtung. Vielleicht bilden allenfalls die Saccharomyceten eine Ausnahme, die wir in ihrer Kernteilung auch als besonders primitiv oder „reduziert" kennen lernen werden (vgl. Kap. 5b). Daß häufig außer einem Nucleolus nur eine „farblose hyaline Zone" innerhalb der Kernmembran zu sehen ist, würde noch nichts für einen Amphinucleolus beweisen, da das „Chromatin" so fein dispers verteilt sein könnte, daß es sich bei den gewöhnlichen Kerndifferenzierungen der Beobachtung entzieht.

Mit den Nucleolen dürfen, physikalisch-chemisch betrachtet, die Zellkernkristalloide verglichen werden. Denn sie entstehen auch als Abscheidungsprodukte des Kernsaftes und stellen einfache kolloide Körper in Gelform dar.

Sie sind ganz unzweifelhafte Proteine, die in Pepsin-Salzsäure oder in Trypsin sich leicht lösen. Ebenso sind sie löslich in verdünnten Alkalien, und geben die bekannten Eiweißfarbenreaktionen, wie bereits RADLKOFER (1859) auffand. (S. die Zusammenfassung bei A. MEYER 1920, S. 67.) Unlöslich sind sie dagegen in reinem Wasser. Über Alkohol- und Säurelöslichkeit herrscht nicht allgemeine Einigkeit. Wenigstens sprechen einige Erfahrungen von LEITGEB (1886) für Löslichkeit der Kristalloide von *Pinguicula* durch die Säuren der Zellvakuolen. Und HEINRICHER (1892) gibt an, daß die Kristalloide von *Lathraea Squamaria* im Gegensatz zu denen von *L. clandestina* in Alkohol gelöst werden können. J. KLEIN (1880) hatte bereits ähnliche Differenzen für die verschiedenen Spezies von *Pinguicula* für möglich gehalten.

Das Schicksal der Kristalloide bei der Teilung und Neubildung der Kerne ähnelt ganz auffallend dem der Nucleolen (vgl. Kap. 5e). ZIMMERMANN (1893d, 1896) empfahl zur Differentialdiagnose gegenüber diesen in zweifelhaften Fällen einmal die Anwendung von reinem Säurefuchsin. Denn hier kann durch nachfolgendes Auswaschen in Wasser eine schnelle Entfärbung der Nucleolen im Gegensatz zu den Kristalloiden erreicht werden. Dann aber ließ sich auch Säurefuchsin in Verbindung mit DELAFIELDS Hämatoxylin verwerten. Bei entsprechender Tinktion müssen die Nucleolen ebenso wie das Kerngerüst noch violett sein, wenn die Kristalloide ihr Hämatoxylin schon verloren haben und sich rein rot tingieren. (Siehe auch SPERLICH 1906, S. 3 und die Zusammenfassung bei A. MEYER 1920, S. 64—67).

Damit aber hätten wir die verschiedenen den normalen Zellkern aufbauenden Eiweißstoffe besprochen. Die Frage, ob auch die Abgrenzung des Nucleus gegen das Cytoplasma hin, die „Kernwand", aus einem chemisch differenten Stoffe bestehe oder nicht, wollen wir erst weiter unten (Kap. 3d) diskutieren, wenn wir über deren Genese uns klarere Vorstellungen gemacht haben. FR. SCHWARZ (1892) hatte hier einen besonderen Namen „Amphipyrenin" geprägt, aber diese Sonderstellung, die vielleicht in gewissem Grade zu rechtfertigen wäre, führt uns chemisch vorläufig noch nicht weiter. Von Interesse ist jedenfalls, daß

[1]) BALLY (1911) und RYTZ (1917) drücken sich allerdings diesbezüglich sehr vorsichtig aus (vgl. auch die Behandlung in Kap. 5b und c).

sie unter Umständen bei Einwirkung von Trypsin erhalten bleiben kann. während alle Inhaltsstoffe des Kernes gelöst werden (HABERLANDT 1918b).

Sonst sei noch kurz der Kernenzyme gedacht, die wir oben als „Nucleasen" bereits erwähnten. FR. SCHWARZ (1892) beobachtete schon. daß sich unter Umständen der ganze Kern in Wasser lösen könne, und zwar ging das bald nach Verletzung der Zellen vor sich. In anderen Fällen wieder löste sich allein das „Chromatin" auf, während das „Linin" nur zu verquellen schien. OES (1908, 1910) hat dann die Nucleasen im Kern näher studiert[1]) und gezeigt, daß diese bei Zugabe verschiedener Antiseptika wie Toluol. Chloroform oder Phenol in entsprechenden Temperaturen (30—40° C) die Kernbestandteile während dessen Teilung völlig verschwinden lassen. Im übrigen meint er, daß es die Aufgabe genannter Enzyme sein könne, die überschüssigen Nucleinsäuren z. B. der „Tochterkern"bildung wieder abzubauen. Denn er ist ebenso überzeugt wie NĚMEC (1910a, vergl. oben S. 44), daß sich während jeder Teilung der chemische Charakter des Chromatins ändert und zwar wahrscheinlich durch Angliederung von Nucleinsäuren, die dann später wieder als überflüssig zu verschwinden hätten. Während der Kernruhe könnte die Nuclease so evtl. nur als Zymogen existieren, das zur Zeit der Kernteilung das aktive Ferment entstehen ließe.

Und doch sind wohl auch aktive Nucleasen unter bestimmten Bedingungen im Ruhekern wahrnehmbar. Außer den oben angeführten, nur als Indizien zu wertenden Funden von FR. SCHWARZ, sei z. B. an die neuere Angabe von LOEW (1918, S. 263) erinnert, wonach bei *Spirogyra* (allerdings nur ein einziges Mal) mit Ninhydrin eine langsam eintretende Bläuung des Kernes sichtbar werden konnte. Diese muß aber durch das Vorhandensein von freien Aminosäuren bedingt sein, die jedenfalls als Spaltungsprodukte von Eiweißkörpern auftraten.

Die „vitülogenen" Substanzen A. MEYERS (1917b, 1920, S. 438), die wir uns in ihrer Wirkung gleich Enzymen zu denken haben, sind vorerst von ihrem Schöpfer nur als „nicht eiweißhaltig" hingestellt worden. Wir können diese theoretisch so ungemein wichtige Klasse von Stoffen aber erst weiter unten behandeln, wenn wir uns mit den „Genen" auseinandersetzen (Kap. 9d). Denn es ist A. MEYER recht zu geben, daß kein zwingender Grund vorliegt, sie ohne weiteres als Nucleoproteide zu betrachten. wie das wohl die landläufige Ansicht ist. Dann könnten letztere aber vielleicht nur als „ergastisches Material" zu bewerten sein. Dieser Ansicht stand bereits KESTNER (1913, S. 151) nicht allzufern, wenn er sagt, die Nucleoproteide könnten ebensogut nur „Gerüst und Schutzsubstanzen des eigentlich Lebenden" bedeuten und brauchten nicht die „lebende Substanz" selbst darzustellen. Daß auch DANGEARD (1898, S. 199) wie STAUFFACHER und v. DERSCHAU (siehe oben S. 49) wenigstens das „Basichromatin" als Reservesubstanzen betrachten, mag auch noch an dieser Stelle wiederholt sein.

Als letzte Frage dieses Kapitels bliebe uns noch zu untersuchen übrig, wie weit wir bestimmte Elemente und ihre Lokalisation im Kern mikrochemisch nachweisen können. Bis vor kurzem war man überzeugt,

[1]) TRÖNDLE (1912) wies für die Amphinucleolen von *Spirogyra* hier ein gleiches chromatinlösendes Enzym nach.

daß das für das Eisen möglich sei. MACALLUM (1892, 1896, 1908a usw.) entwickelte nach Abweisung der vorher versuchten Methodik seine Lehre, daß die Fe-Ionen in „maskierter“ Form vorhanden wären, d. h. organisch so gebunden, daß man sie mit den gewohnten Eisenreaktionen nicht fassen könne. Aber nach Einwirkung einer alkoholischen Lösung von $(NH_4)_2S$ und Glyzerin in höherer Temperatur ließ sich auch mikroskopisch Schwefeleisen aufzeigen. Das Chromatingerüst der Kerne nahm dadurch eine grünliche bis grünschwarze Färbung an. Ein wirklicher Beweis war auch damit nicht erbracht, da das FeS einfach mechanisch vom Chromatin adsorbiert sein konnte, denn MASING (1910a) deckte bei neuerlicher sehr feiner Analyse von Seeigel- und Lachssperma nur Spuren von Eisen im Nuclein auf, die er als Kernverunreinigungen ansieht. Und SAUERLAND (1910) kam im gleichen Jahre an nucleinsaurem Natron aus Kalbsthymus und freier Nucleinsäure aus Heringssperma zur festen Überzeugung, daß jedenfalls die Nucleinsäure selbst resp. ihre Salze völlig eisenfrei wären. So hat man denn jetzt den schon fast dogmatisch gewordenen Satz vom Eisengehalt der Nucleinsäure oder der Nucleoproteide (s. z. B. PETIT 1892, ZIMMERMANN 1896, ZACHARIAS 1909, aber auch noch TUNMANN 1913 und UNNA 1913a)[1]) aufgegeben. Das wird von KESTNER (1913, S. 149), A. v. TSCHERMAK (1916, S. 221), PRATJE (1920, S. 100) u. a. in aller Schärfe betont, während CZAPEK (1920, S. 105) noch zögert, eine Entscheidung zu fällen.

Ebenso ist der Nachweis von Calcium für die Kerne trotz einer im ganzen guten Methodik nicht zu erbringen (s. PRATJE 1920, S. 100) und für Kalium hatte bereits MACALLUM (1908a, S. 604) ausdrücklich gesagt, daß es nicht nachweisbar wäre. Auch andere Salze (Na-, Mg-Verbindungen) sollen nach diesem Autor dem Kerne völlig fehlen. Ferner dürften nach ihm auch Chloride und nach BABIY (1913) Jodide nicht vorhanden sein.

Desto öfter hat man aber von dem Phosphorgehalt der Kernbestandteile gesprochen, hörten wir doch, daß er geradezu charakteristisch für sie ist. Allerdings tritt er nach MACALLUM (1898, 1908a) maskiert auf, d. h. er muß erst aus organischen Verbindungen frei gemacht werden, bis wir ihn mit mikrochemischen Reaktionen erkennen können (s. auch die Kritik älterer Untersuchungen bei RACIBORSKI 1893b und ZIMMERMANN 1896). PRATJE (1920, S. 101) spricht sich ziemlich zuversichtlich über die erlangten Resultate aus. Der Nachweis ist mit Ammoniummolybdat in salpetersaurer Lösung und Zusatz von $SnCl_2$ versucht worden. Dadurch bildet sich Ammonphosphormolybdat und dieses konnte dann durch das $SnCl_2$ reduziert werden, wobei sich Mo_2O_3 als dunkelblauer Niederschlag bilden würde. Ebenso wurden Pyrogallol und salzsaures Phenylhydrazin als Reduktionsmittel verwendet.

Andere Autoren, wie BECHHOLD (1919, S. 468) zeigen sich indes noch ziemlich skeptisch. Man vergesse dabei nicht, daß es sich doch um ein Element handelt, das sicher im Kern vorhanden ist. Und man wird einsehen, wie unsere Mikrochemie noch im argen liegt.

---

[1]) Dieser Autor möchte das Eisen im Kern als Katalysator für die Aktivierung des molekularen Sauerstoffs betrachten (vgl. Kap. 4a).

3. Die morphologische Struktur des Ruhekerns

a) Karyotin und Karyolymphe

Inhalt: Bedeutung der Fixierung für die Beurteilung der Kernstrukturen. Die Struktur des lebenden Kerns. Körnchenstruktur, Fadenstruktur, „Waben"- resp. Spumoidstruktur. Strukturveränderungen während des Alterns der Kerne. Bildung der „Chromocentren" und Übergänge zum normalen Verhalten. Strukturen in „gereizten" Kernen. Strukturen in der Karyolymphe. Zellkernvakuolen.

Schon bei der Besprechung der chemischen Organisation des Ruhekernes haben wir mehrfach betont, daß wir eigentlich gar nicht chemische, sondern nur morphologische Differenzen beschreiben, wenn wir z. B. die mit verschiedenen Tinktionsmitteln different gefärbten Bestandteile des Kerngerüstes zu unterscheiden hatten. Jetzt wollen wir untersuchen, wie die Mikrostruktur im übrigen ausschaut, wie die einzelnen dispersen Teilchen des Karyotin zueinander treten können, um bestimmte „Körnchen", „Fäden" oder „Waben" zu bilden. Denn derartiges sehen wir in den Nuclei, sowohl lebend als auch namentlich nach Behandlung mit Fixierungsmitteln. Es ist ganz selbstverständlich, daß sich diese beiden Betrachtungsweisen in ihren Ergebnissen nicht völlig decken können. Denn auch das beste Fixierungsmittel wird Ausfällungen hervorrufen, zum mindesten ein Sol in ein Gel verwandeln und durch diese „Entmischung" etwas Unnatürliches in unsere Bilder bringen. Man denke z. B. an die Erfahrungen von A. Fischer (1899) und Berg (1903, 1905), die an Nucleinsäuren, Nucleinen usw. auch in völlig homogenen Lösungen charakteristische Niederschläge bekamen. So wirken gewisse Stoffe auf diese als „Granulabildner", während andere „Gerinnsel" entstehen lassen.

Trotzdem werden wir auf eine Fixierung nicht verzichten dürfen, weil wir ohne sie überhaupt nicht jene Anhomogenität in den Kernkolloiden hervorrufen können, die uns für unser Auge eine Differenzierung erlaubt. Gegen allzu große Fälschungen des natürlichen Bildes kann man sich nur dadurch schützen, daß man die Wirkung von Fixierungsflüssigkeiten miteinander vergleicht, die ihrer Natur nach in sehr verschiedener Weise das Bild beeinflussen würden, so Kontraktion einerseits, Quellung oder Lösung andererseits hervorrufen. Wenn dann trotzdem die mikroskopischen Bilder nicht zu sehr differieren, dürfen wir wohl daraus schließen, daß die Abweichungen von der idealen Mitte keine allzu großen sind (Berg 1903, 1905).

Nicht der geringste Zweifel besteht nun — trotz v. Tellyesnickis (1902, 1905) ablehnender Haltung — darüber, daß im Leben überhaupt Strukturen auftreten (Berg). Skeptisch gegen das Gesehene müssen wir uns nicht etwa deshalb verhalten, weil manchmal sowohl lebend wie fixiert „homogene" Kerne beschrieben sind. Das sind Ausnahmen, und sie verlangen jedesmal eine Spezial-Erklärung. So hören wir es namentlich von den Kernen der ♂ Sexualzellen, und fortschreitende Technik räumt schon jetzt mit manchem alten auf (man vergl. z. B. die älteren Beschreibungen verschiedener Forscher mit den neueren von Nawaschin (1909) für die ♂ Nuclei von Blütenpflanzen). Auch die „homogenen" Nuclei von Pilzen (Juel 1902a für *Dipodascus*, Guilliermond 1903b für

manche Saccharomyceten) oder Algen, (DAVIS 1908 für *Derbesia*) werden uns kaum für die Dauer so erscheinen[1]). Bei FLEMMING (1882, S. 124) können wir schon eine solche Betrachtung der Homogenität lesen.

Also das Nichterkennen von Strukturen in bestimmten Fällen darf uns nicht zur Unterschätzung der Strukturen überhaupt bringen, wohl aber solche Beobachtungen wie die von KLEBS (1883, S. 254), wonach *Euglena Ehrenbergii* durch mechanischen Druck in ihrem Kern fast homogen werden konnte, weil dadurch eine Art „Quellung" erreicht wurde. Und doch kehrte die alte Struktur nach Aufhebung des Druckes wieder zurück, und die *Euglena* vermochte weiter zu leben. Zum mindesten hier konnte also die bestimmte Struktur nicht wesentlich mit der Zusammensetzung der lebenden Kernsubstanzen verknüpft sein.

Immerhin sind die Kernstrukturen doch im allgemeinen nicht so ephemer wie die des Cytoplasmas (LUNDEGÅRDH 1912b, S. 57). „Kärnan är jämförelsevis skyddad gentemot de växlingar, som under den ontogenetiska utvecklingen och vid de dagliga fluktuationerna äga rum i cellens verksamhet." Und die Kolloide, die den Kern zusammensetzen, bilden offenbar ein so vorzügliches Substrat dafür, daß dauernde lokale Differenzierungen möglich bleiben. Wenn wir die Frage der Persistenz der „Chromosomen" im Ruhekern anschneiden (vgl. Kap. 5 e, 9 a usw.), werden wir uns daran zu erinnern haben (s. a. HAECKER 1907, S. 29).

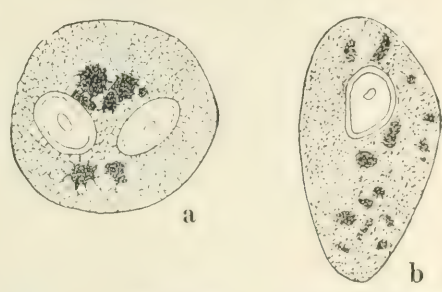


Fig. 36. *Vicia Faba*. Lebende Kerne aus Zellen der Wurzelspitze mit deutlichen granulären „Ausflockungen" des Karyotins. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Vor allem wies BERG (1903, 1905) darauf hin, daß Schlüsse aus Strukturen, die bei Fixierung gelöster Proteide auftreten, auf die Realität von Kernstrukturen nur mit großer Vorsicht sich ziehen lassen, und insbesondere gewisse Fällungen bereits deshalb im Leben auftreten müssen, weil ja, wie wir hörten, die Kernsubstanzen nicht neutral reagieren, sondern „Salzbildungen" bei ihrem Zusammentreffen erzeugen können. So werden Ausfällungen in vivo entstehen, die in Form von Körnchen, Fädchen, selbst dichteren Ausflockungen (Fig. 36) — unter Umständen nebeneinander — eine Vorstellung der Vielförmigkeit der Reaktionen abgeben, die sich hier abspielen. Sie können den künstlichen bei Fixierung auftretenden Strukturen ähnlich sein, ohne mit ihnen Identität aufzuweisen.

LUNDEGÅRDH (1912b, S. 238 ff.) hat sich im einzelnen bemüht, nachzuweisen, wie evtl. diese beiden Strukturarten miteinander zusammenhängen könnten. Er meint, daß schließlich „Oberflächenspannungs- und diosmotische Verhältnisse" die Umlagerungen bedingen, welche das Aussehen des Gerüstwerks verändern. Seltener werden dabei Vakuolisationen auftreten, oder doch nur da, wo ein Teil der Eiweißstoffe von der zur Fixierung benutzten Säure gelöst wird. In diesem Sinne äußert sich

[1]) v. NEUENSTEIN (1914, S. 3) sah auch den relativ großen *Spirogyra*-Kern lebend homogen, während er fixiert und gefärbt deutliche Strukturen aufwies.

auch M. HEIDENHAIN (1907, S. 116), wenn er meint, daß sauer fixierte Kerne, die irgendwie „substanzarm" erscheinen, immer „verdächtige" Strukturen haben.

Oben hörten wir, daß bei den durch die Fixierung hervorgerufenen Kontraktionen die Kernform in den drei Richtungen des Raumes in verschiedener Weise beeinflußt wird. Daraus müssen wir schon schließen, daß auch die Struktur nicht in allen Richtungen identisch sein kann. In seltenen Fällen kann dabei auch für unser Auge die Verteilung der „Gerüstkolloide" so grob ungleich sein, daß wir von „polar" gebauten Kernen sprechen.

GIESENHAGEN (1905) will aus allgemeinen Gründen stets eine Polarität des Zellkernes postulieren; die Stützen dafür, die er aus dem Verhalten bei der Kernteilung entnimmt, sind aber wohl zu schwache für eine derartige Behauptung. Bei HARPER (1919, S. 292 ff.) lesen wir noch neuerdings nur ein Zugeständnis heraus, daß bei Annahme von „compound aggregate polyphase systems" und deren räumlicher Inbezugsetzung sich wenigstens die Richtung aufzeigen lasse, in der man einmal eine Lösung der Polaritätsprobleme suchen könnte.

Die uns jetzt so selbstverständliche Erkenntnis, daß den Kernen überhaupt keine allgemeingültige Struktur zukomme, ist noch sehr jungen Datums. Im Anfange karyologischer Forschung haben gerade die besten Autoren sich bemüht, die vorhandenen Bilder auf einen und den selben Modus „umzudeuten". So entstanden die Theorien, welche eine Körnchenstruktur (ALTMANN 1892), eine Fadenstruktur (FLEMMING 1879, 1882, STRASBURGER 1882b usw.) oder eine Wabenstruktur (BÜTSCHLI 1892) als durchweg vorkommend behaupten. Und wir können beobachten, mit wie wenig Einsicht für die Argumente der Gegner jede Theorie gegen die anderen Krieg führte. Dem naiven Beobachter scheint am ersten die Annahme einer körnigen Struktur Berechtigung zu haben (s. die Zusammenfassung bei LUNDEGÅRDH 1912 d, S. 264 ff.), denn diese sieht man unzweifelhaft im Leben am häufigsten. Oder wie LUNDEGÅRDH (1910b) sich ausdrückt, wir haben „eine Suspension sehr kleiner Tröpfchen einer schwach lichtbrechenden Substanz in der stärker lichtbrechenden Kerngrundflüssigkeit". Und immer wieder liest man für höhere wie für niedere Organismen, daß ihre Kerne „feinpunktiert" aussehen. Wir könnten hier auch den Anschluß an die ultramikroskopischen Beobachtungen von GAIDUKOV (s. oben S. 3) gewinnen. Aber erst ALTMANN (1892) hatte seine (auf Grund der Fixierung mit molybdänsaurem Ammoniak in Verbindung mit Chromsäure gewonnenen) Kernbilder benutzt, um auf diese eine Strukturtheorie der lebendigen Masse aufzubauen. KRASSER (1892) und F. REINKE (1894) schlossen sich ihm an, und auch HEIDENHAIN (1907) hat die zu beobachtenden Einheiten als „Histomeren" mit Individualwert angesehen. Aber dieser Forscher wies auch darauf hin, daß ALTMANN wahrscheinlich das, was wir oben „Linin" nannten, gar nicht gefärbt hat und nur die darin suspendierten „Chromatin"-Tröpfchen ihm entgegentraten.

Daß der Grad der Chromatinmenge und die Feinheit der dispersen Verteilung in der Karyolymphe die „Körnigkeit" der Struktur weitgehend bedingen kann, erörterten wir schon oben. Da aber die Mengen der Gerüstsubstanzen, selbst in einem und demselben Nucleus, sehr wechseln können, geht daraus wohl schon die Relativität des Einzelbildes hervor.

Ich möchte denn auch die eben skizzierten Gedankengänge ALTMANNS, HEIDENHAINS und ihrer Anhänger für verfehlt halten. Denn nur wo Gebilde in typischer Größe und Zahl im Kern auftreten, wie etwa bei den „Chromosomen", haben wir allenfalls das Recht, den Individualitätsbegriff zu benutzen.

Noch weit weniger aber dürfen wir von einer allgemeinen Fadenstruktur des Ruhekernes im Sinne von FLEMMING (1879, 1882) sprechen. FROMMANN (1880), STRASBURGER (1882b) und CARNOY (1884) griffen diese Vorstellungen auf. Die „Fäden" sollten vielfach durcheinander gewunden und durch seitliche Fortsätze miteinander verknüpft sein. Dann, scheint es mir, hat auch die Beobachtung fädiger Strukturen in den Anfangsstadien einer jeden Kernteilung die Autoren in ihren Deutungen für den Ruhekern beeinflußt. Denn die gelegentlichen Beobachtungen, die hier und da an lebenden Nuclei gemacht wurden und die auch bei kritischer Betrachtung Fäden erkennen ließen, hätten sicherlich nicht ausgereicht, die Theorie eines allgemeinen Filarbaues zu begründen. Und doch gab sich diese lange Zeit als anscheinend gesichert; das geht aus den entsprechenden Absätzen in ZIMMERMANNS (1896) oder KÖRNICKES (1903) Sammelreferat hervor. Der letztgenannte Autor schreibt sogar ganz apodiktisch: „Einblick in die Kernstruktur ist nur an entsprechend fixierten und gefärbten Präparaten zu erlangen. Man stellt dann fest, daß die Hauptmasse des Gerüstes von einem dünnen, meist nicht tingierten Faden gebildet wird . . ."(!) Andere Auffassungen werden gar nicht mehr genannt, nur fast anmerkungsweise zitiert, daß VAN WISSELINGH (1899) sowie GRÉGOIRE und WYGAERTS (1903) STRASBURGERS Anschauungen nicht teilen. Man bemühte sich eben damals zu wenig, die gesehenen Bilder so zu „verstehen", wie wir das heute vom Standpunkte der Kolloidchemie aus versuchen.

Nur für eine Pflanzenklasse scheint es mir, daß wir das Vorhandensein hauptsächlich fädiger Strukturen im Ruhekern überhaupt noch diskutieren dürfen. Und das sind die Peridineen. Namentlich KLEBS (1883, 1912) und BORGERT (1910, 1912) wiesen darauf hin, daß hier in der Tat die Hauptmasse des Kernes (KLEBS 1883, S. 352) „von stark lichtbrechenden, gleichmäßig dicken, lose ineinander verschlungenen Fäden gebildet ist." Bei Quellung in Wasser zerfallen diese dann in „bakterienähnliche Stäbchen" von sehr verschiedener Länge. SCHÜTT (1895) und DOGIEL (1906) treten gleichfalls für die Fadenstruktur im Ruhekern ein. Sie hielten die Fäden sogar für röhrenförmig und glaubten zu beobachten, daß zuweilen zwei solcher Fäden ineinander geschachtelt seien; denn im optischen Querschnitt erschienen sie aus zwei konzentrisch geschichteten Teilen von verschiedener Lichtbrechung zusammengesetzt.

Das ist nach allem, was wir sonst wissen, nicht als typisch zu betrachten; gibt SCHÜTT doch selbst an, daß diese Differenzierung nur bei denjenigen Fädchen zu sehen sei, die sich durch besonders starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichneten. Dadurch wäre sogar eine Doppelbrechung bedingt, die SCHÜTT auf Einlagerung von Proteinkristallen in die Kernfäden zurückführt.

Neuerdings gibt auch KLEBS (1912) zu, daß eine Anzahl von Peridineen keine fädigen, sondern die gewohnten „feinkörnigen" Kerne besäße. Als Typus hierfür beschreibt er den Nucleus bei *Hypnodinium sphaericum*. Und LAUTERBORN (1896, S. 52) weist darauf hin, daß der

Gegensatz zwischen Peridineen- und Diatomeen-Kernen oft gar nicht so scharf sei, als die Anhänger der Fadenstruktur des ersteren glaubten. Ebenso deckte ENTZ (1909, 1913a) für die von ihm untersuchten Peridineen ganz verschiedene Strukturen auf. Typischen Fadencharakter hatte der Nucleus von *Gonyaulax spinifera*, aber trotzdem wurden selbst bei dieser Art Kerne mit „wabigem“ Bau gesehen. Und bei anderen sah ENTZ, wie vor ihm PLATE (1906) bei *Pyrodinium bahamense*, daß auch kleine „Kügelchen“ färbbarer Substanz zu unterscheiden waren. Ebenso hatte *Gonyaulax polygramma* bald wabige, bald aus lauter kleinen Kügelchen bestehende Nuclei und *Peridinopsis Borgi* hatte gar nur „wabige“ Struktur.

Um diese scheinbaren Gegensätzlichkeiten aufzuklären, möchte KLEBS (1912) am liebsten überall Fäden annehmen, die nur bald dicker, bald dünner, bald lockerer, bald enger im Kern geknäuelt wären. Ich habe s. Zt. durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Geheimrat KLEBS zahlreiche Präparate von Peridineen-Kernen, lebend und fixiert, ansehen dürfen. Und der Sondercharakter der meisten, wie ihn KLEBS z. B. für *Cystodinium*, *Gymnodinium*, *Tetradinium* usw. beschreibt, erscheint mir absolut sicher. Wie werden wir die Kerne kolloidchemisch auffassen? Ich meine, am besten so, wie wir ähnliche Strukturen in den „Prophasen“ der Kernteilungen beurteilen, indem wir sie auf weitgehende Entmischungen zwischen disperser Substanz und Dispersionsmittel zurückführen. Von diesem Standpunkt aus könnten wir uns auch den Anschauungen von BÜTSCHLI (1885), LAUTERBORN (1895), ENTZ (zum Teil 1909) und JOLLOS (1910) nähern, die alle für „Wabenbau“ eintreten. Es würde sich danach nur um graduelle Differenzen, nicht um prinzipiell verschiedenes handeln. KLEBS und BORGERT müßten eben annehmen — und wir tun es jedenfalls mit ihnen —, daß in vielen Fällen eine völlige Vermischung von Gerüstsubstanzen und Kernsaft unterblieben ist — und sich irgendwie rhythmisch karyotinfreie und karyotinhaltige Zonen nebeneinander differenzierten. Warum das hier so der Fall ist, wissen wir nicht, ebenso wie wir keine Gründe dafür haben, warum gelegentlich auch bei anderen Pflanzenklassen eine ähnliche Entmischung im Ruhekern beschrieben ist.

Neben der „Körnchen“- und der „Faden“-Struktur nannten wir soeben noch die „Waben- oder Schaum“-Struktur, für deren allgemeine Verbreitung in erster Linie BÜTSCHLI (1892) und seine Schule eintrat. Der Ausdruck ist eigentlich nicht ganz korrekt gebildet (s. P. ERNST 1915, S. 26), da es sich ja um eine Emulsion handelt und bei den erstgenannten Namen an eine Durchdringung einer flüssigen und einer gasförmigen Phase gedacht werden muß. So werden wir denn auch lieber von einer „Emulsion“- oder „Spumoid“- (RHUMBLER 1914) Struktur sprechen. Oben haben wir bereits (vgl. S. 4) ausgeführt, unter welchen Verhältnissen sie zu erwarten ist, und wir hörten, daß eine gewisse Menge der „Gerüstsubstanzen“ da sein müsse, so daß diese eine kontinuierliche Phase bilden, in welche die Karyolymphe dispers eingeschlossen wird.

Es will nicht viel besagen, wenn ZIMMERMANN (1896, S. 36) das Vorkommen solchen Aufbaues direkt leugnet, oder KÖRNICKE (1903, S. [110]) ihn gar nicht erwähnt. Aber selbst ein so moderner Forscher wie A. MEYER (1920, S. 26) glaubt nicht an die Existenz von echten Spumoiden im Kern. Das scheint mir ebenso zu weitgegangen, wie der gegenteilige Standpunkt BÜTSCHLIS, der am liebsten alle beobachteten

Strukturen in Spumoide umdeuten möchte. Mit GURWITSCH (1904), LUNDEGÅRDH (1910 b, 1912 c, 1913 a usw), MALTE (1910) und LEPESCHKIN

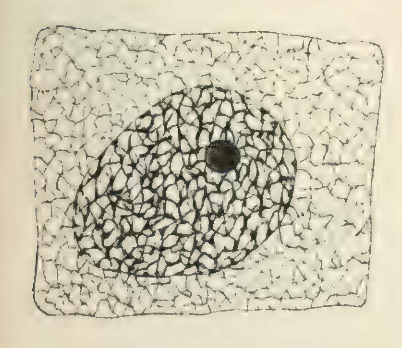


Fig. 37. *Allium Cepa.* Zelle aus der Wurzelspitze. Kernstruktur sehr gleichmäßig. (Nach GRÉGOIRE.)

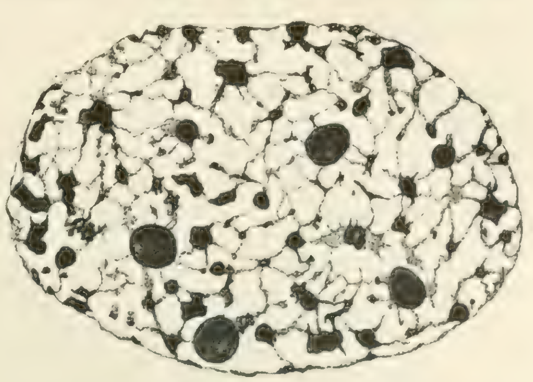


Fig. 38. *Lilium speciosum.* Kern aus dem Connectiv der Anthere, im großen und ganzen auch von spumoidem Bau. (Nach GRÉGOIRE.)

(1911, 1913) sind wir gleichfalls der Ansicht, daß neben anderen Strukturen auch echte Spumoide sich vorfinden. Vergessen wir doch niemals (s. z. B. M. H. FISCHER und HOOKER 1916), daß auch in künstlichen Emulsionen sich alle drei Grundstrukturen den lebenden täuschend ähnlich nachmachen ließen und daß einfache Hydratationen und Dehydratationen genügten, um sie hervorzurufen.

Wenn wir aus früher erwähnter Beobachtung (S. 3) folgern wollten, daß mit Hilfe des Ultramikroskops der Nachweis einer ausschließlich „granulären“, d. h. aus freien Einzelteilchen bestehenden Gerüstmasse möglich erschiene, so wäre das jedenfalls ein Trugschluß, denn sowohl RHUMBLER (1914, S. 518) wie WOLFGANG OSTWALD (1918) machten schon darauf aufmerksam, daß das Ultramikroskop in jedem Fall nur „Körner“ zeige, auch wenn ein wirkliches Spumoid vorläge.

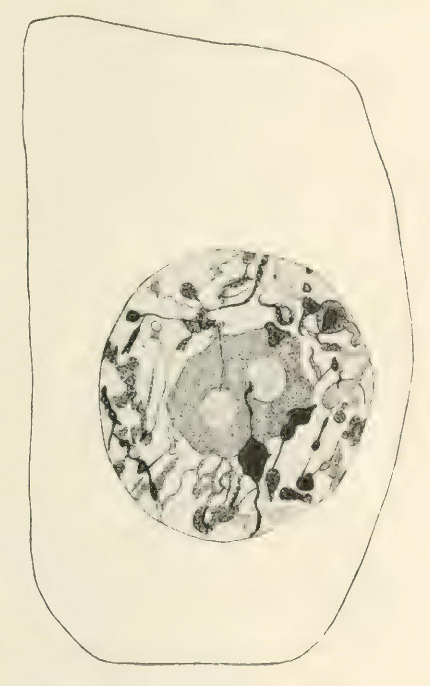


Fig. 39. *Vicia Faba.* Zelle aus der Wurzelspitze. Ziemlich ungleichmäßige Struktur der Gerüstsubstanzen. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Jedenfalls also könnten wir von solchem Bau auch da sprechen, wo wir in unseren Präparaten — in eine Ebene projizierte — Netze abzuzeichnen glauben. Das war ja der Fehler der früheren Anschauungen, daß man die Stoffverteilung sich zu wenig körperlich vorstellte (s. Fig. 37, 38). Und in anderen Kernen sehen wir dann wieder allerlei verschiedene Strukturen nebeneinander (Fig. 39).

In Zukunft werden wir vor allem versuchen müssen, die Art und Weise, in der die Kerngerüstsubstanzen und die Karyolymphe miteinander verteilt sind, willkürlich abzuändern und damit die Struktur experimentell zu beeinflussen. MATRUCHOT und MOLLIARD (1902b, S. 317 ff.) gaben bereits an, daß die Struktur der Kerne von *Stichococcus* je nach dem Nährmedium eine andere werden kann. Ferner lesen wir bei O. HARTMANN (1919b, S. 225, 233 ff.) ganz allgemein, „daß bei niederer und mittlerer Temperatur die Kernstruktur viel gröber granulär[1]) ist als bei hoher; bei höchsten Temperaturen ist endlich die Kernstruktur überhaupt mehr homogen." Bei plötzlicher Temperaturänderung (z. B. bei Übertragung von 6-7° C in 42° C) fand bei *Allium Cepa* vorübergehend eine „Chromatinvergröberung" statt, also der entgegengesetzte Prozeß, den HARTMANN erwartete, bis — wohl durch Abgabe von Stoffen an das Cytoplasma — ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht war. Dann trat auch die „feine", für die hohe Temperatur charakteristische, Struktur wieder auf.

Aufgabe der Folgezeit wird es eben sein, in jedem Einzelfalle den Kernaufbau auch morphologisch „verstehen" zu lernen und ihn aus der „spezifischen Struktur" der Pflanze wie den gerade auf die Zelle wirkenden Außenfaktoren zu erklären. Davon sind wir noch unendlich weit entfernt.

Ganz offensichtlich ist es indes schon, daß meristematische Kerne anders gebaut sein können als solche aus ausgewachsenen Zellen des gleichen Individuum. Und auch in gewissen „lebhaft funktionierenden" Zellen sind charakteristische Ausfällungen der Karyotinsubstanz, natürlich wieder durchaus reversibel, zu beobachten. Damit finden wir eine alte Annahme von SCHMITZ (1880b, S. 174) bestätigt, der dagegen opponiert, daß FLEMMINGS Vorstellungen über einheitlichen Aufbau der Kerne in ihrer „Fadenstruktur" auf alle Fälle zu übertragen seien.

FR. SCHWARZ (1892) beschrieb wohl zuerst in systematischer Weise die Strukturveränderungen, welche die Kerne mit dem Alter erfahren. Schon oben streiften wir sie (S. 47), als wir von der Abnahme der Chromatinsubstanz sprachen und wir erinnern auch jetzt daran, daß es sich ja eigentlich in erster Linie um rein morphologische Differenzen handeln könnte. Die Kerne werden einmal weniger tingierbar, sie können aber die Form ihres Gerüstwerks im großen und ganzen erhalten. Daneben gibt es nun freilich auch Nuclei, bei denen das Gerüst selbst sich verändert. Dabei können die restierenden chromatischen Substanzen sich in Form von Kugeln oder rundlichen Körpern an einzelnen Stellen des lockerer gewordenen Gerüstes niederschlagen. Ähnliche Angaben finden sich bei ROSEN (1896, S. 237 ff.). Speziell die Wurzelhauben erlaubten ihm an unmittelbar nebeneinanderliegenden Kernen die allmähliche Substanzabnahme deutlich zu sehen. Ja er weist auch darauf hin, daß oft daneben der Gesamtumfang der Nuclei sichtlich kleiner wird. Ferner sind die meristematischen Kerne schon durch ihre gleichmäßigere Struktur, in der „keinerlei gröbere Stränge, Fibrillen usw. sichtbar sind", vor den älteren ausgezeichnet. Mit fortschreitendem Alter können dann die Ausfällungen der eben genannten Gebilde beginnen, wodurch das Aussehen des Kernes anhomogener wird. Des weiteren nenne ich A. RUSSOW (1899), der die Stammvegetationspunkte von *Larix* und GRÉGOIRE (1906), der die Wurzeln von *Allium* auf den

[1]) Vgl. auch SCHRAMMEN (1902, S. 75) für „Kältekulturen" von *Vicia*.

Bau der Ruhekerne hin studierte. Je nach der Zone, in der sie liegen, waren die Strukturen verschieden. Auch diese Autoren sehen mit dem Alter ein Fortschreiten ihrer Unregelmäßigkeit, derart, daß die anfangs möglichst gleichmäßig verteilten Körnelungen der chromatischen Substanz zu mehr oder weniger unregelmäßigen Tröpfchen wurden.

In besonders chromatinreichen Kernen kann die „körnige Struktur" auch noch für die Altersstadien charakteristisch bleiben (LAGERBERG 1909 für *Adoxa*). Dann aber sind die jugendlichen Nuclei so reich an färberischer Substanz, daß diese „den Eindruck dicht gewundener dicker Fäden" macht, „die unter sich anastomosieren und dem Kern ein fast kompaktes Aussehen verleihen". Die Altersphase ist somit auch hier durch die Abnahme des Chromatins gekennzeichnet. Das wechselt eben je nach Gewebeart und Spezies. Frl. KLIENEBERGER (1917) hat den Versuch gemacht, die Kernstrukturen einer Anzahl von Monocotylen für systematische Schlüsse zu verwerten. Aber vorläufig zeigte sich doch nur ihre sehr bedingte Brauchbarkeit, da sich z. B. bei den Liliaceen — nahe Verwandte sehr verschieden verhalten konnten. In anderen Familien, wie bei den untersuchten Bromeliaceen- oder Iridaceen-Arten waren freilich die Kernstrukturen einheitlicher. Schon LIEHR (1916) war kurz vorher zu dem resignierten Zugeständnis gekommen, daß selbst größere systematische Probleme, wie z. B. das der Verwandtschaft zwischen Ranales und Helobiae, durch die Vergleichung der Kernstrukturen nicht gelöst werden können, ja daß man durch deren Studium kaum Anhaltspunkte dafür gewinnt, die einmal zur Lösung beitragen könnten.

Vielfach sind nun von den Autoren besondere „chromatische Ansammlungen" im Gerüstwerk beschrieben (s. auch Fig. 36), die mehr als eine Zufälligkeit zu bedeuten schienen. Sie haben mitunter das Aussehen von kleinen Nucleolen, erweisen aber durch ihre mikrochemischen Reaktionen, daß sie dem Karyotin zugehören. AUERBACH (1891) nannte sie „cyanophile Nucleolen", ROSEN (1892) „Pseudonucleolen", ZACHARIAS (1895) „Nebennucleolen"[1]). Dieser erkannte auch, daß sie oft durch Fortsätze mit dem sonstigen Kerngerüst verknüpft sind.

Allgemeine Aufmerksamkeit erweckten diese „Chromatinkugeln" (ZIMMERMANN 1896) oder „Chromocentren"[2]) (BACCARINI 1908) aber erst, als ROSENBERG (1904b) darauf hinwies, daß sie in manchen Fällen in konstanter Zahl auftreten könnten und zwar in der nämlichen wie die „Chromosomen" bei der Kernteilung. Er benannte sie demzufolge auch „Prochromosomen". Für *Capsella bursa pastoris* stellte er fest, daß ihre Zahlen im Integument oder im Embryoträger 32 (Fig. 40) und im Endosperm 48 sind, genau wie man das nach der Chromosomenzahl

[1]) Die „Netzknoten" von FLEMMING (1882, S. 101—102) dürften auch mit ihnen identisch sein (vgl. LUNDEGÅRDH 1912c, S. 241, LIEHR 1916).

[2]) Den Namen „Karyosom", den LUNDEGÅRDH (1910b, S. 184) für sie vorschlug, werden wir nicht gebrauchen, da er bereits für gewisse Protisten-Nucleolen vergeben ist. LAVDOWSKI (1894, p. 407), ebenso E. WILSON (1900), MAIRE (1902) und v. TELLYESNICKI (1905) haben übrigens schon vor LUNDEGÅRDH den Namen Karyosom in ziemlich dem gleichen Sinne gebraucht wie der schwedische Autor. Nach strengen Prioritätsprinzipien wäre die Bezeichnung also wohl hier zulässig. Trotzdem habe ich mich anders entschieden, da man vor LUNDEGÅRDH wohl kaum allgemein an sie gedacht hat und inzwischen die Protistenforscher den Namen in ganz anderm Sinne eingebürgert hatten.

erwarten durfte. Für *Zostera marina* fand Rosenberg 12, für *Crepis virens* (1909a) gar nur 6 Chromocentren, und auch hier stimmten die Zahlen mit der von der Chromosomenzahl zu erwartenden überein. Die Angaben häuften sich bald über ähnliche Fälle. Rosenberg selbst konstatierte seine „Prochromosomen" in typischer Zahl noch für *Calendula* (1904b), *Hieracium auricula* und *venosum* (1907a), *Nuphar luteum*, *Atriplex hastata*, *Alsine (Honkenya) peploides*, *Drosera rotundifolia* usw. (1909c d), J. B. Overton (1905, 1909a) für *Thalictrum purpurascens*, *Calycanthus floridus*, *Helleborus foetidus*, *Campanula grandis*, *Richardia africana*, Miyake (1905a) für *Galtonia candicans*, Yamanouchi (1906) für die Rhodophycee *Polysiphonia violacea*, Laibach (1907) für zahlreiche Cruciferen, Malte (1908, 1910) für Euphorbiaceen speziell *Mercurialis annua*, v. Guttenberg (1909) für *Adoxa moschatellina*, Stout (1913) für *Carex aquatilis*, Levine (1916) wieder für *Drosera*. Günstig war auch *Musa sapientium* für diese

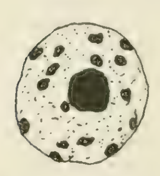



Fig. 40. *Capsella bursa pastoris.* Kern aus dem Embryoträger (in zwei aufeinander folgenden Schnitten) mit 32 „Chromocentren". (Nach Rosenberg.)



Fig. 41. *Zostera marina.* Kern aus der Samenschale mit 12 Chromocentren. (Nach Rosenberg.)

Fig. 42. *Crepis-virens.* Pollenmutterzelle mit sechs (annähernd zu Paaren orientierten Chromocentren. (Nach Rosenberg.)

Frage (Tischler 1910). Speziell bei der var. *Dole* fanden sie sich indes gerade in einer Anzahl, die der Hälfte der erwarteten entsprach. Das bedeutet also wohl, daß die schon für *Crepis* abgebildete „Paarungstendenz" je zweier zu einem hier für unser Auge ganz durchgeführt sein kann, da die Abstände zwischen ihnen nur noch sehr kleine bleiben.

Bereits Rosenberg (1909c usw.) macht darauf aufmerksam, daß häufig die Zahl der Chromocentren nicht konstant ist und nicht mit der der Chromosomen übereinstimmt. Je mehr Untersucher sich einfanden, desto mehr bestätigte es sich, daß die Ausfällung der Chromatinsubstanz zu gesonderten Kügelchen mehr eine Luxuserscheinung ist (vergl. besonders Lundegårdh 1913a, S. 285). Ich selbst sah z. B. (Tischler 1906b), daß bei *Bryonia* und (1910) bei Rassen von *Musa* mit vielen Chromosomen die Zahl der Chromocentren durchaus variabel ist. Und neuerdings (Tischler 1921) fand ich das sehr ausgesprochen für meristematische Gewebe bei *Cassia Fistula.* Mir fiel selbst bei benachbarten Kernen die sehr ungleiche Größe der einzelnen Chromocentren, sowohl innerhalb eines Nucleus, als auch verglichen mit den benachbarten auf. Dabei war hier anscheinend das ganze „Chromatin" in dieser „Kugel"form ausgefällt.

Im übrigen sei auf meine alten Erfahrungen im Embryosack-Wandbeleg von *Corydalis* (Tischler 1900, S. 354) verwiesen, sowie auf Daten von Ch. E. Allen (1905a) für *Lilium*, Miyake (1905a) für zahlreiche Monocotylen, Norén (1907) für *Juniperus*, Sykes (1908a) für

Hosta, GATES (1908c) und DAVIS (1909, 1910, 1911) für *Oenothera*, M. L. NICHOLS (1908) für *Sarracenia*, J. F. LEWIS (1908) für *Pinus* und *Thuja*, LAGERBERG (1909) für *Adoxa*, LUNDEGÅRDH (1909 usw.) für *Calendula*, *Achillea*, *Trollius* usw., BOENICKE (1911a) für *Bryonia*, *Datura*, *Helianthus*, *Delphinium* und *Chelidonium*, DIGBY (1914) für *Crepis*, TAKAMINE (1916) für *Gingko*, *Adonis* usw. Überall vermissen die Autoren eine absolute Konstanz der Chromocentren. In chromatinreichen Kernen finden sie sich deutlich bei Abnahme des Chromatingehaltes, wie nach SCHRAMMEN (1902) bei den „Kältekulturen" von *Vicia Faba* oder nach LAGERBERG (1909, S. 20) bei *Adoxa*, in chromatinarmen dagegen jedoch nur da, wo gegen die Regel ein erhöhter Chromatingehalt sich befindet, so bei manchen der von J. B. OVERTON (1905a) studierten Arten.

Kritisch prüfte wieder LUNDEGÅRDH (1910b, S. 277) die ganze Frage. Er weist darauf hin, daß die Zahlen der Chromocentren selbst bei ROSENBERGS „klassischem" Objekte der *Capsella* nicht absolut feste seien. Und noch mehr ist das der Fall bei den von ihm auch lebend studierten Kernen von *Vicia Faba* und *Allium Cepa*. Konstanter waren sie dagegen bei *Cucurbita Pepo*, und das ließ sich auch im Leben gut wahrnehmen. Interessant ist ferner, daß die Lage der Chromocentren innerhalb des Kerns eine wechselnde sein kann. LUNDEGÅRDH (1910b, S. 280) weist nämlich darauf hin, daß sie bei im allgemeinen lockerem Gerüstwerk an der Kernperipherie liegen. Dasselbe gilt für alle älteren Ruhekerne (S. 285). Ist dagegen das Gerüstwerk gröber und massiger, finden sie sich höchstens im Innern als „Netzknoten" (FLEMMING 1882) vor.

In sehr vielen Fällen bilden sich sicherlich gar keine Chromocentren aus. ROSENBERG (1904b) hatte bereits ein Beispiel bei *Fritillaria* gesehen und diesen Typus als einen besonderen dem „*Capsella*-Typ" gegenübergestellt. LAIBACH (1907) fügte ihm von Cruciferen *Hesperis matronalis*, *Bunias orientalis* und *Matthiola tricuspidata* zu, was um so eigenartiger war, als die sonst in dieser Familie untersuchten Spezies ja die typischen Centren zeigten. BOENICKE (1911a) wies darauf hin, daß *Larix*, *Equisetum* und *Polygonatum* sich ähnlich verhalten und daß auch *Sambucus*, *Osmunda* und *Dryopteris* — diese allerdings wegen zu geringer Chromatinmengen überhaupt — es nicht zu Chromocentren kommen zu lassen brauchen.

Es ist sicherlich müßig, weitere Angaben anzuschließen (vgl. auch NICOLOSI-RONCATI (1912b). Höchstens könnte noch darauf hingewiesen werden, daß gerade für den Kern der Eizelle die Bildung von „Pseudonucleolen" als charakteristisch beschrieben ist, während den Nuclei sonst Chromocentren fehlen können. Das mag mit der besonders großen Chromatinarmut gerade dieser Kerne zusammenhängen (vgl. S. 49). Siehe speziell die Behandlung der Frage bei NORÉN (1907, S. 38). Hier auch die entsprechenden Zitate für *Larix* (WÓYCICKI 1899), *Thuja* (LAND 1902), *Abies* (MIYAKE 1903b), *Taxodium* (COKER 1903b), *Sequoia* (LAWSON 1904a), *Cryptomeria* (LAWSON 1904b), *Pinus* (FERGUSON 1904) usw. usw.

LUNDEGÅRDH (1913a und b) hat die Typenaufstellung ROSENBERGS noch etwas erweitert. Man könnte nach ihm unterscheiden:

1. den *Fritillaria*-*Allium*-Typus (Kerne ganz ohne Chromocentren),
2. den *Vicia*-Typus (Kerne mit Gerüst und wechselnder Zahl von Chromocentren),

3. den *Capsella-Cucurbita*-Typus (Kerne mit Gerüst und konstanter Zahl von Chromocentren, die mit der Chromosomenzahl übereinstimmt),
4. den *Drosera*-Typus (Kerne mit ganz spezieller Struktur, wie in den Tentakeln von *Drosera*).

Prinzipielles Interesse hat eine derartige Differenzierung kaum. Nur auf den letztgenannten Typus müssen wir noch eingehender zu sprechen kommen, da er in den Fällen von „lebhaft funktionierenden Zellen" sich einfindet, die wir vor kurzem (S. 64) besonders nannten. Beschrieben sind hierher gehörige Kernstrukturen wohl zuerst durch Miss Huie (1896, 1897, 1899) und Rosenberg (1899, 1909 c und d) für die *Drosera*-Tentakeln. Beide Autoren sahen, daß kurze Zeit nach dem „Füttern" der Blätter und der dadurch hervorgerufenen Reizung der Zellen der Chromatingehalt der Nuclei sich bedeutend erhöht und Entmischungsvorgänge auftreten, wie wir das sonst ähnlich nur von den „Prophasen" der Kernteilung kennen. Ja die Ähnlichkeit kann so weit gehen, daß selbst „fädige" Differenzierungen zu beobachten sind (Fig. 43)[1]. Andere Insektivoren dürften ähnliches zeigen; so finden wir ganz gleich lautende Angaben von Nicolosi-Roncati (1912a) für *Pinguicula hirtiflora* und v. Faber (1912b) für *Nepenthes*.

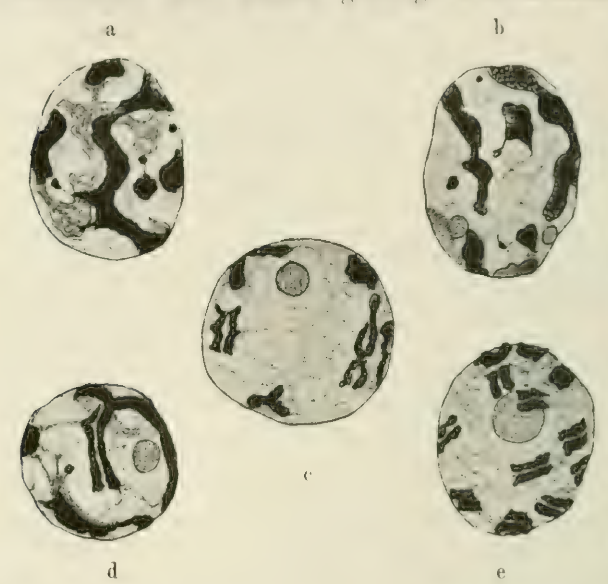


Fig. 43. *Drosera obovata*. Kerne der Tentakeln. a und b gereizt durch Füttern mit Pepton; c und d desgl. mit „Nahrungsdotter".
Drosera rotundifolia. e Kern aus der Spitze einer in Peptonlösung untergetauchten Wurzel. Vergr. ca. 3000. (Nach Rosenberg.)

Bald häuften sich die Daten über ähnliche Reizwirkungen auf die Struktur der Kerne. Wir kommen auf sie noch später (Kap. 4a) zurück. Hier sei nur gesagt, daß sich Chromocentren auf die allerverschiedensten Reize hin bilden können, und zwar immer nur, so lange der Reiz andauert. So sehen wir sie nach dem Eindringen von Mykorrhiza-Pilzen in die Zelle (z. B. W. Magnus 1900, Shibata 1902c, Němec 1910a usw.) Und W. Magnus beschreibt für die Kerne von *Neottia nidus avis* (s. Fig. 44) detaillierter verschiedene aufeinanderfolgende Configurationen des Chromatins: eine sternförmige Anordnung, besonders

[1]) Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, daß auch bei Reizung völlig anderer Zellen ohne „spezifischen" Charakter, wie z. B. in *Drosera*-Wurzeln ähnliche Chromocentren sich einfinden können (1899, S. 108 ff., s. Fig. 43e).

„grobflockige“ Ausfällungen und größere Chromatinkugeln. Unter dem Einfluß der Haustorien von *Puccinia Adoxae* vermehrte sich (nach v. GUTTENBERG 1905) die Zahl der Chromocentren ganz erheblich gegen die Norm, und ähnlich war bei Gegenwart von *Albugo candida* das Auftreten der Centren „in auffälliger Weise gesteigert“. Gleiches hören wir von manchen Plasmodiophoralen (s. z. B. MAIRE und TISON 1911 a). Und in den von Bakterien infizierten Blättern von *Pavetta* und *Psychotria* sah v. FABER (1912 b), daß in den der jungen „Höhlung“ angrenzenden Zellen die anfangs feine Kernstruktur ganz verschwindet und an ihrer Stelle „dicke chromosomenähnliche Gebilde auftreten, die sich stark mit Anilinfarbstoffen tingieren. Diese hyperchromatischen Kerne erinnern so an diejenigen, die bei den Prophasen der heterotypen Teilung zu beobachten sind“. Der Zustand ist auch hier nicht von langer Dauer und soll evtl. mit der Produktion von Stoffen zusammenhängen, die eine Art „Gegengift“ gegen die zerstörende Wirkung der Bakterien bilden.

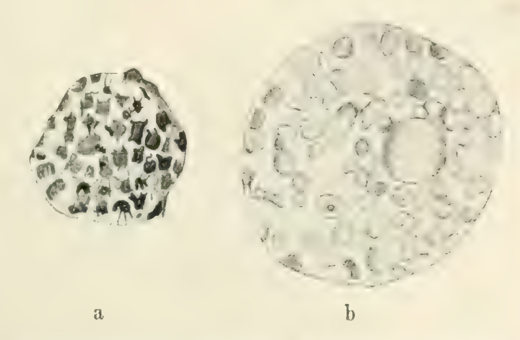


Fig. 44. *Neottia nidus avis.* Kern einer durch Eindringen seitens des Mykorrhiza-Pilzes „gereizten“ Zelle. Höhepunkt der Chromocentrenbildung. a nach einem fixierten Präparat; b nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 1000. (Nach W. MAGNUS.)

Sehr charakteristische Chromocentren beschrieben ferner z. B. PARATORE (1899, 1901) und Frl. WENDEL (1917) für die gereizten Kerne in den Bakteroidengallen der Leguminosen. Und die historische Pietät läßt uns besonders gedenken, daß diese bereits VUILLEMIN (1888) aufgefallen waren, und zwar zu einer Zeit, in der man die Tragweite solcher Beobachtungen noch gar nicht übersehen konnte.



Fig. 45. *Circaea lutetiana.* Zelle aus dem Plerom einer Wurzel, die durch das Eindringen einer *Heterodera* „gereizt“ war. (Nach TISCHLER.)

Bei tierischen Angriffen können die Kerne der Wirtspflanzen die gleichen Bilder zeigen wie bei pflanzlichen. MOLLIARD (1900) und wir selbst (TISCHLER 1901 b) wiesen schon vor Jahren darauf hin, daß z. B. in den Riesenzellen des Pleroms, wie sie nach *Heterodera*-Infektion auftreten, die Kerne starke Chromocentren bilden können (Fig. 45). Ähnliches findet sich auch in anderen Gallen (so den von *Phytoptus* auf *Geranium* oder *Galium* hervorgerufenen: MOLLIARD 1897) usw. usw.

Doch auch bei ausschließlichem Vorhandensein von „inneren" Reizen finden wir ganz ähnliches. In den zuckerabsondernden Zellen der Nektarien (SCHNIEWIND-THIES 1897), wie in den Harz- (SPRECHER 1909) oder Diastase- (GUILLIERMOND (1907b, 1908a) sezernierenden Geweben, in den Tapetenzellen[1]) oder Periplasmodien der Antheren (ROSENBERG 1899, 1901a, TISCHLER 1906a, 1915a, BONNET 1912b usw.), in dem „Endothel", das die Embryosäcke umgibt (z. B. DOP 1913a für *Buddleia*, PALM 1915 für *Dahlia*), im Suspensor des jugendlichen Embryo (ROSENBERG 1904b, WÓYCICKI 1907a usw.), in den Embryosackhaustorien (SCHMID 1906, DOP 1913b) wie in vielen Antipoden (OSTERWALDER 1898, ROSENBERG 1901a, IKEDA 1902, HUSS 1906, usw.), überall steigert sich in bestimmter Phase nicht nur der Chromatingehalt, sondern wir sehen auch immer wieder die charakteristische Ballung in Chromocentren. Alles soll dann weiter unten (Kap. 4a) mit ausführlicheren Literaturangaben im Zusammenhang mit der allgemeinen Stoffwechseltätigkeit des Kerns diskutiert werden.

Ja selbst, wo wir kaum von besonderer Drüsentätigkeit sprechen können und es sich nur um starke Stoffwechselumsetzungen überhaupt handeln dürfte, wie in den heranwachsenden Endospermen (TISCHLER 1900) und reifenden Samen (KOEPPEN 1887, TH. PETERS 1891) finden wir öfters ähnliches. Und ganz speziell sei an dieser Stelle noch an HABERLANDTS neueste Funde (1919) erinnert, der in den plasmolysierten Haaren von *Coleus Rehneltianus*, der Epidermis von *Allium Cepa* usw., in denen er künstliche Wandbildung hervorrufen konnte (vgl. Kap. 4d), eine gleiche Ansammlung von Chromatin in den Kernen vorfand. Ausdrücklich vergleicht er diese mit den Chromocentren der gereizten *Drosera*-Tentakeln. Hier meint der Autor eine stärkere Bildung bestimmter Hormone fordern zu sollen, die für gewöhnlich in zu geringen Mengen vorhanden seien, um solche Strukturveränderungen hervorzurufen. —

Im Gegensatz zu der ausführlichen Besprechung der „Gerüstsubstanzen" können wir die morphologischen Strukturen der Karyolymphe sehr kurz abmachen, denn schon aus unserer Auseinandersetzung im vorigen Kapitel geht hervor, daß es sich um ein Hydrosol mit relativ wenig dispersen Teilchen handeln dürfte[2]). Dabei können ihre Lichtbrechungsverhältnisse von Fall zu Fall wechseln (vgl. LUNDEGÅRDH 1913b, S. 2). „Unter Umständen sind die Kerne im Leben ganz unsichtbar (Beispiel: ältere Wurzelzellen von *Vicia Faba*): ferner kann die Kerngrundflüssigkeit im Verhältnis zum Karyotin hell oder dunkel erscheinen, oder sie können beide auch dasselbe Brechungsverhältnis zeigen".

Wir werden weiter unten hören (Kap. 5 e. f.), daß die Karyolymphe aller Wahrscheinlichkeit nach periodisch vom Karyotin sezerniert wird. „Zellflüssigkeit" wirkt wohl nur insofern mit, als die ausgebildeten Eiweißstoffe Wasser anziehen. Und die ursprüngliche Idee STRASBURGERS (1882b), daß der Kernsaft ganz aus dem Cytoplasma in die „Kernhöhle" einwandere, ist natürlich längst unhaltbar geworden.

[1]) Wo diese einmal ausnahmsweise nicht mehr „drüsigen" Charakter hatten wie bei dem von FARMER und MISS DIGBY (1910, S. 201) untersuchten hybriden Farn, waren auch gleich die Tapetumkerne normal chromatisch und zeigten niemals Chromocentren.

[2]) Wie GATES (1915a, S. 176) dazu kommt, sie als Gel aufzufassen, ist mir nicht recht verständlich.

Schon ZIMMERMANN (1896, S. 43) bemerkt in seiner Zusammenfassung, daß des öfteren beschrieben ist, wie mit bestimmter Fixierung wechselnde Niederschläge im Kernsaft auftreten können. Aber die hierfür angegebenen Namen wie „Lanthanin" (HEIDENHAIN 1892) oder „Oedematin" (F. REINKE 1894) brauchen in unseren Tagen kaum mehr genannt zu werden, da wir doch gar zu wenig chemische Vorstellungen damit verbinden können. STRASBURGER (1884 a) hatte bereits im Kern der Abietineen-Eizelle eine („Metaplasma" genannte) Substanz beschrieben, die aus der Karyolymphe ausgefällt zu werden schien. Und andere Forscher wie IKENO (1898 b) für *Cycas*, BLACKMAN (1898) und CHAMBERLAIN (1899) für *Pinus*, ARNOLDI (1900 a) für *Cephalotaxus* haben ähnliches gesehen. Das Verhältnis zum „Linin" ist dabei entweder nicht immer klar zum Ausdruck gebracht oder, wie von CHAMBERLAIN, es wird das „Metaplasma" gar direkt auf diesen Teil der „Gerüstsubstanzen" bezogen. Miss FERGUSON (1901 b) machte dann solchen Ausfällungen beim Studium der *Pinus*-Eizelle insoweit ein Ende, als sie auf deren artifizielle Natur nachdrücklich hinwies. Aus neuerer Zeit darf ich vielleicht nur noch auf eine Angabe von G. NICHOLS (1910, S. 217) aufmerksam machen. Dieser Forscher beschreibt für den Kern der „Bodycell" im Pollen von *Juniperus* außer Chromatin und Linin noch ein besonders „zartes Netzwerk", das wohl nur als Differenzierung aus der Karyolymphe zu betrachten ist. Bis auf weiteres möchte ich auch hier an ein Kunstprodukt glauben.

Über andere Ausscheidungen aus dem Kernsaft werden wir in den beiden folgenden Abschnitten noch Näheres hören.

Daß überhaupt die Karyolymphe keine einheitliche kolloide Lösung zu sein braucht, suchte — wenigstens für zoologische Objekte — noch vor kurzem GROSS (1916) dadurch zu erweisen, daß er an lebenden Objekten durch Zufügung verschiedener Chemikalien hier Entmischungsvorgänge feststellte, durch die zum mindesten ein quellbares Kolloid von einem mehr flüssigen geschieden wird.

Die Mengen der Karyolymphe im Kern wechseln ganz außerordentlich. Schon oben (S. 49) bei Besprechung der Karyotin- resp. Chromatinmengen berührten wir das und wir erinnerten an die reich mit Kernsaft versehenen „bläschenförmigen" Kerne vieler Protisten und Thallophyten. Besonders gering sind dagegen die Kernsaftmengen in den ♂ Sexualkernen und in denen vieler Nuclei aus Ruhe- und Speicherorganen (vgl. auch LUNDEGÅRDH 1913 b). M. HEIDENHAIN (1907, S. 154) möchte gar als seltene Ausnahme bei tierischen Kernen den Kernsaft ganz fehlen lassen, da die Kerne hier auch „bei vollständiger Ausfärbung nie anders als ganz und gar kompakt" erscheinen. Von Interesse wird in diesem Zusammenhange die Betrachtung der „Kernsubstanzen" bei den Schizophyten (Kap. 11) werden.

Außer der typischen Karyolymphe können gelegentlich noch gesonderte Lösungen im Kern enthalten sein, die deutliche Differenzen gegenüber dieser aufweisen. Sie befinden sich dann in Extra-Vakuolen mit scharf unterscheidbaren „Tonoplasten" und wohl auch besonderen osmotischen Verhältnissen. MOLLIARD (1897) beschrieb solche z. B. in den älteren hypertrophierten Kernen der Phytoptus-Gallen auf *Geranium dissectum*, A. ERNST (1902) sah ähnliches in den Kernen des Embryosackes von *Trillium*. Vor allem aber weist NĚMEC (1912) auf sie hin.

„In Zellen des reifen Fruchtfleisches von *Symphoricarpus racemosa* ist das eine gewöhnliche Erscheinung; ebenso in den Zellen der Ernährungsschicht der Gallen von *Xestophanes Potentillae* an *Potentilla reptans*. Ihr Inhalt erscheint ebenso struktur- und farblos wie der Kernsaft, dennoch wird man kaum glauben, daß sie den Kernsaft enthalten, da es dann keine Ursache zu ihrer Differenzierung gäbe." Wie solche Vakuolen u. a. zustande kommen können, beobachtete derselbe Forscher bei der Befruchtung von *Gagea lutea*. Hier wird nämlich während der Vereinigung der beiden Sexualkerne oft Cytoplasma mit eingeschlossen, das dann gelöst wird und den Inhalt einer „Nahrungsvakuole" bildet. Solche Beispiele zeigen ohne weiteres, daß der Kernsaft durch bloßes „Einwandern" von Cytoplasma nicht zustande kommen kann.

Die eigentümlichen „Vakuolen", die WAGER (1898) für den Kern von *Saccharomyces* angab und die er bis auf die neuere Zeit aufrecht zu erhalten sucht (s. WAGER und PENISTON 1910), wurden von GUILLIERMOND (1902, 1910 a. b. usw.) als außerhalb des Nucleus liegend erkannt. Die Autoren hatten sich in der Topographie der ganzen Zelle arg geirrt, und es erübrigt sich daher ein näheres Eingehen auf ihre Vorstellungen.

A. WEISS (1866, S. 209) beschrieb vor langen Jahren eigentümliche Strömungserscheinungen innerhalb des Kernsaftes bei den Nuclei der Haarzellen von *Hyoscyamus niger*[1]). So viel mir aber bekannt ist, sind sie niemals in der Folgezeit bestätigt worden. Ich möchte daher annehmen, daß WEISS einem Irrtum zum Opfer gefallen ist. Andererseits erwähnen doch auch neuere Autoren, wie NĚMEC (1899 b, S. 10), daß manche Phänomene, wie das Ausstoßen der Nucleolen bei Einwirkung plasmolysierender Mittel, am besten zu erklären sein würden, wenn man Strömungserscheinungen innerhalb der Karyolymphe annimmt. Freilich würden diese unter normalen Verhältnissen wohl so gering sein, daß sie sich unserer Beobachtung entzögen.

b) Die Nucleolen

Inhalt: Karyosomen. Gewöhnliche Nucleolen. Vorhandensein und Fehlen in gewissen Kernen. Erhöhte Nucleolenzahl. Gestalt der Nucleolen. Angaben über ihre Struktur. Vakuolen und „Endonucleolen". Austritt von „Centriolen" aus Nucleolen resp. Karyosomen. Die „Höfe" um die Nucleolen und die Frage ihrer Realität. Die ökologische Bedeutung der Nucleolen: a) ihr Charakter als Kernexkret, b) als Reservesubstanz. Angaben über Parallelismus zwischen Kern- und Nucleolargröße. Verbrauch von Nucleolarsubstanz.

Anhang: ERIKSSONS „Nucleolen" bestimmter Pilzstadien.

Schon die ersten Untersucher des Zellkernes bemerkten (s. S. 2), daß in diesen ein oder mehrere im allgemeinen kugelige bis ellipsoidische Gebilde vorhanden sind, die sich durch ihre starke Lichtbrechung meist deutlich von den sonstigen „festen", d. h. gelartigen, Bestandteilen des Nucleus unterscheiden. Sie erhielten den Namen Kernkörperchen oder Nucleolen. Über ihre chemischen Eigenschaften haben wir bereits im vorigen Kapitel (S. 51 ff.) ausführlich gesprochen. Jetzt bleibt uns nur noch übrig, auf ihre morphologischen Eigentümlichkeiten einzugehen sowie dasjenige hervorzuheben, was wir über ihre Bedeutung für den Kern wissen. Wir hörten schon, daß sich die Nucleolen gewisser

[1]) S. a. die Angaben von FROMMANN auf S. 3 über Strömungen im Kern von *Aloë*.

Protisten und Algen (Typus *Spirogyra*) insofern anders als die der anderen Gewächse verhalten, als in ihnen sicher Nucleoproteide („Chromatin") vorhanden sein können, während die in Pepsin-Salzsäure unlöslichen Rückstände der sonstigen Nucleolen zwar auch als „Plastin" von manchen Autoren zu den genannten Eiweißstoffen gerechnet werden, aber doch noch kaum hinreichend in dieser Hinsicht charakterisiert sind. Wir hoben die ersteren als „Amphinucleolen" vor den übrigen heraus. Nun gibt es aber noch einen anderen Grund, warum gerade die niederen Organismen auch morphologisch von den höheren bezüglich der Nucleolen abweichen können. Während diese nämlich hier durchaus vorübergehende und nur während einer „Kerngeneration" persistente Gebilde sind, kann bei den ersteren sich der Nucleolus in charakteristischer Weise durch Einschnürung teilen und je eine Hälfte auf einen Tochterkern übergehen lassen. Derartige Nucleolen nennen wir mit DOFLEIN (1916, S. 22) Karyosomen[1]). Wir verbinden also nicht mit diesem Ausdruck die Notwendigkeit, wie M. HARTMANN (1911 usw.) und seine Schule möchte, daß auch von ihnen noch eine besondere „lokomotorische Komponente" für die Kernteilung geliefert wird. Gleich hier sei aber betont, daß die Grenzen zwischen den Karyosomen und den „vergänglichen Nucleolen" weniger scharf sind, als es nach dieser Definition scheinen könnte. In Kap. 5 b und c werden wir eingehender darauf zu sprechen kommen.

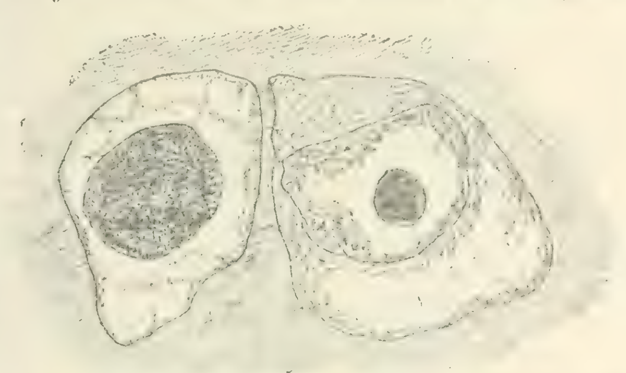


Fig. 46. *Mirabilis Jalapa × tubiflora.* „Vegetativer" Kern des Pollenkorns neben einer „generativen" Zelle gelagert. Starker Größenunterschied der Nucleolen. Vergr. 1800. (Nach TISCHLER.)

Nucleolen dürften den Kernen sehr selten überhaupt fehlen. A. MEYER (1920, S. 189) ist aus der Gesamt-Literatur nur eine einzige Spezies bekannt, bei der sie gar nicht auftreten sollen, nämlich *Entomophthora gloeospora* nach VUILLEMIN (1887), und diese Angabe liegt lange Zeit zurück. Wohl aber können in besonderen Geweben die Nuclei typisch nucleolenfrei sein. Vor allem ist das der Fall bei den Kernen der Spermatozoiden, ja der ♂ Sexualzellen überhaupt (ELFVING 1879, ZACHARIAS 1885, Sp. 289, E. OVERTON 1889, S. 242, SCHOTTLÄNDER 1892, S. 297, ZIMMERMANN 1896, S. 39, LOEW 1906a, S. 22, A. MEYER 1918, S. 312, 1920, S. 189 ff. usw.). Doch haben wir auch ausdrücklich hervorgehobene Ausnahmen, wie *Volvox minor* (E. OVERTON 1889, S. 242[2])), *Gingko biloba* (HIRASE 1897, S. 123) und andere Gymnospermen (BLACKMAN 1898, S. 419), *Viola spec.* (BLISS 1912, S. 160), *Himantoglossum*

[1]) vgl. dazu die Anmerkung auf S. 65.
[2]) Im Gegensatz z. B. zu *Volvox globator*.

hircinum (Heusser 1915, S. 260) usw. Prinzipiell ist das nicht von großer Wichtigkeit, denn häufig können die nucleolenfreien ♂ Kerne, schon nachdem sie ins Ei eingedrungen sind, also auf dem Wege ihrer Vereinigung mit dessen Nucleus, Nucleolen wieder gebildet haben. Das geben z. B. Juel (1907) für *Saxifraga granulata*, A. Ernst und Schmid (1913) für *Rafflesia Patma*, M. Ishikawa (1918) für *Oenothera* an.

Aber der Mangel an Nucleolar-Substanzen ist doch für genannte Sexualkerne darum typisch und selbst umgekehrt benutzt worden, um gewisse Nuclei als den geschlechtlichen „homologe" zu determinieren. Das ist z. B. mit den sogenannten „Spermatien-Kernen" der Uredineen geschehen, deren eigentliche Bedeutung ja noch nicht unumstößlich feststeht (s. z. B. Blackman 1904, Dittschlag 1910, Hoffmann 1912 usw.).

Und die Abnahme der Nucleolengröße kann auch schon bei den vorhergehenden Zellgenerationen sehr deutlich sein. Oft ist der Gegensatz zwischen den Größenverhältnissen beim „generativen" und „vegetativen" Kern im ruhenden Pollenkorn beschrieben worden (s. Fig. 46). Und Ch. E. Allen (1912, S. 158) erwähnt, daß in den Spermatozoidmutterzellen von *Polytrichum* zwar noch Kernkörperchen sich einfinden: aber sie zeigen sich viel später als bei den vorhergehenden Teilungen und bleiben weit kleiner.

Außerhalb der Sphäre der männlichen Gameten sind gelegentlich ebenfalls nucleolenfreie Kerne beschrieben worden. Freilich beziehen sich manche Angaben gerade auf Pilze mit ihren oft sehr kleinen Nuclei, bei denen es sich vielleicht nur um eine ungenügende Differenzierung des gesamten Kerninhalts handelt. Diese wollen wir hier außer Betracht lassen, höchstens solche wie die von Brooks (1910, S. 588) für *Gnomonia erythrostoma* anführen, bei der auch im vegetativen Mycel die Kerne eine deutlichere Struktur haben, als es sonst bei Pilzen vorzukommen pflegt. Brooks betont nun ausdrücklich, daß Nucleolen hier vorhanden sein, aber auch fehlen können. Wager (1900, S. 269) fand gleichfalls, daß die relativ großen Kerne in den jungen Oogonien und Antheridien von *Peronospora parasitica* und Miyake (1901), daß die gleichen Nuclei bei *Pythium De Baryanum* nucleolenfrei sein können.

Was die Algen anlangt, so sei zunächst an eine Angabe von Klebahn (1892) erinnert, daß bei *Oedogonium Boscii* nicht nur in den Zellen der ♂ Gameten, sondern ebenso in den „sterilen Stützzellen", den Schwesterzellen des Oogons, die Nucleolen fehlen, während sie in der Eizelle selbst vorhanden sind. Ferner sah Kauffmann (1914, S. 745), daß „auffallender Weise" der Zygotenkern von *Cylindrocystis* keinen Nucleolus hat, während er in den vegetativen Zellen gut ausgebildet ist (vgl. auch S. 36). Hassenkamp (1902, S. 69 u. 75) beschreibt für die Florideen *Thuretella Shousboei* und *Chylocladia kaliformis* sogar Nucleolenfreiheit der Kerne, die als Abkömmlinge des befruchteten Eikernes in die Auxiliarzellen eindringen. Gerade dadurch heben sie sich von den Nuclei der letzteren gut ab. Arnoldi (1913, S. 157) vermißt umgekehrt die Nucleolen gänzlich in den Kernen des vegetativen Thallus von *Dictyosphaeria Versluysii*, findet sie dagegen wieder in den Nuclei, die sich zur Fortpflanzung anschicken.

Für höhere Pflanzen sei angeführt, daß Campbell (1888c) in den Kernen der Makrosporen wie der Archegon-Mutterzellen von

Pilularia und C. E. LEWIS (1906 a) in denen der Sporen-Mutterzellen von *Riccia* keine Nucleolen sahen, daß die Nuclei im ♂ Prothallium bei *Araucaria* (LOPRIORE 1905) ebenso wie die der Synergiden und Antipoden (z. B. A. ERNST 1909 für *Burmannia coelestis*) ohne Kernkörperchen sein können, ja daß sie zuweilen selbst den „vegetativen Nuclei" des Pollenkornes fehlen, die doch meist so stark ausgebildete haben (z. B. STAUFFACHER 1910 a, S. 58 für *Scilla sibirica*).

NĚMEC (1899 b) sah manchmal Nucleolenfreiheit in den Kernen, die er durch „Plasmolyse" beeinflußt hatte. Hier hörten wir ja oben (S. 72), daß sie zuvor aktiv ausgestoßen sein konnten. Und gleiches hören wir von den Nuclei, die durch Zentrifugieren ihrer Nucleolen beraubt waren (vgl. S. 4). ANDREWS (1915) stellte ausdrücklich dabei fest, daß die Nucleolen dann nicht mehr neugebildet werden. Trotzdem leben die Zellen genau so lange wie die unbeeinflußten Kontroll-Exemplare (Sämlinge von *Zea Mays*, Sprosse von *Urtica dioica*, Staminalhaare von *Tradescantia*).

Endlich können die Nucleolen durch Eiweißkristalle vertreten sein (A. RUSSOW 1899 für *Larix*, *Ceratopteris*, *Lophospermum*, *Syringa*, KIEHN 1917 für *Galtonia*), d. h. wohl, ihre Substanz wird vorzeitig gelöst und z. T. in anderer Form sogleich wieder ausgeschieden (vgl. Kap. 3 c). Und oft tritt völlige Lösung der Nucleolen ein, wenn die Organe infolge der äußeren Bedingungen hungern. Davon sprechen wir gleich weiter unten.

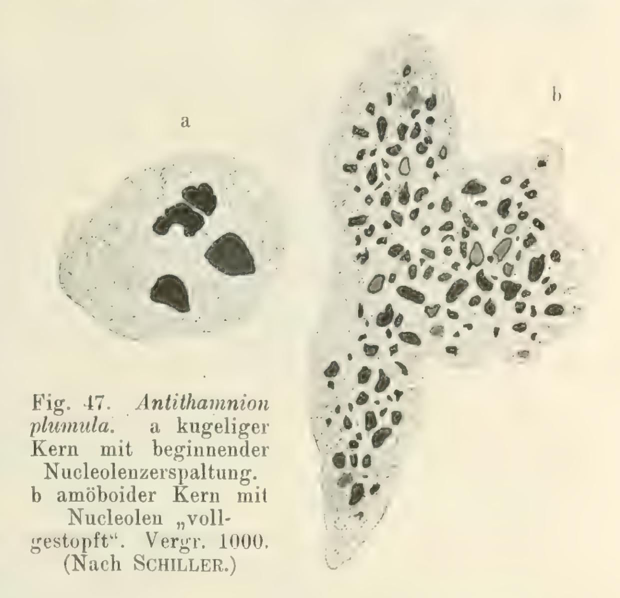


Fig. 47. *Antithamnion plumula.* a kugeliger Kern mit beginnender Nucleolenzerspaltung. b amöboider Kern mit Nucleolen „vollgestopft". Vergr. 1000. (Nach SCHILLER.)

Eine sehr große Zahl von Pflanzen besitzt in ihren Kernen nur einen Nucleolus, bei andern schwankt die Zahl, und durchschnittlich finden sich 2—3 pro Nucleus. Nur in relativ seltenen Fällen ist die Zahl der Kernkörperchen eine beträchtlichere. Irgendwelche prinzipielle Bedeutung kommt dem sicherlich nicht zu. Oft braucht die Gesamtmenge der Nucleolarsubstanz dabei nicht einmal erhöht zu sein, wenn sie auch infolge des schlechten Schätzungsvermögens unserer Augen bei Vermehrung der Zahl viel größer geworden zu sein scheint (s. ROSEN 1896, S. 240).

Besonders ausgezeichnet durch viele Nucleolen sind von niederen Gewächsen z. B. manche Desmidiaceen (LUTMAN 1911 a, VAN WISSELINGH 1910, V. NEUENSTEIN 1914). Und VAN WISSELINGH (a. a. O., S. 370) meint, daß hier speziell die räumliche Configuration an der Verteilung der Nucleolarsubstanz schuld sein könne, da das dichte „Maschenwerk"

von Karyotin die allgemeine Fusion zu einem Körper verhindere. *Closterium Ehrenbergii* weist dementsprechend viele Kernkörperchen auf, während gleich *Cl. moniliferum* oder *Cl. acerosum* (VAN WISSELINGH 1912a, S. 427) nur ein einziges besitzen. Ungemein nucleolenreich sind dann die Kerne vieler Florideen (Fig. 47, vergl. auch Fig. 24) und Characeen (vergl. Fig. 2), und hier kann man auch die allmähliche Zerspaltung in zahlreiche Kernkörperchen besonders gut verfolgen. Ferner seien die Pteridophytenkerne genannt, die wir weiter unten wegen der sehr sonderbaren Form der Nucleolen noch eingehender besprechen wollen.

Sonst ist seit langem bekannt, daß Kerne in Geweben, in denen man starke Umsetzung des Stoffwechsels anzunehmen hat, sich durch starken Nucleolenreichtum auszeichnen. Wir finden es oft in Gallen oder bei Mykorrhiza-Symbiose. Zuweilen bleibt hier auch nur ein einziger Nucleolus, der dann allerdings riesig an Größe zunimmt. So können die Nucleolen in den Wirtszellen der von *Synchytrium Mercurialis* befallenen Blätter (v. GUTTENBERG 1909, S. 459) in Einzahl bleiben und dann bis 20 μ Durchmesser zeigen, während sonst der ganze Kern nur 8 μ mißt. Sind zwei Nucleolen da, so mißt jeder 5—10 μ, und oft befindet sich hier ein großer Nucleolus und neben ihm liegen mehrere kleinere.

Auch die Antipodenzellen liefern besonders schöne Beispiele für Kerne mit Nucleolenreichtum. RACIBORSKI (1893c, S. 254) beschrieb solches für Gramineen, GUIGNARD (1882c,) MOTTIER (1895), HUSS (1906) u. a. für die Ranales, speziell die Ranunculaceen. Bei *Clematis* kann die Zahl pro Kern auf 25—30 steigen (s. Fig. 48).

Ähnlich hohe Zahlen finden wir auch in den Kernen der Tapetenzellen mancher Antheren (TISCHLER 1908, BONNET 1912b), sowie der Embryosackwandbelege resp. Endosperme gewisser Familien, speziell der Liliaceen (s. z. B. ZIMMERMANN 1896, S. 39, LUNDEGÅRDH, 1910b, S. 185 usw.).

Auch hier müssen wir auf unsere Behandlung in Kap. 4a verweisen.

Um ein Beispiel für fortschreitende Verringerung der Nucleolenzahl zu nennen, seien V. DERSCHAUS (1900) Angaben gebracht, wonach bei den sich verdickenden Zellen des jungen Laubmoosperistoms anfänglich 4—5 Nucleolen pro Kern da sind und deren Zahl sich in dem Maße verringert, in dem die Wandverdickung der Zelle zunimmt. Dabei sehen wir oft eine vorherige Fusion mehrerer Nucleolen zu einem, und diese Quelle der Verminderung kann auch sonst vorhanden sein, ohne daß also die Substanz als ganzes abnimmt. Seit ZACHARIAS (1885, Sp. 279) das an lebenden Kernen von *Chara*-Rhizoiden nachgewiesen hat, ist immer wieder auf ähnliches aufmerksam gemacht worden (vgl. auch die Behandlung des Gegenstandes bei A. MEYER 1920, S. 199ff.).

Einmal hat man gemeint, die öfter beobachtete Zweizahl der Nucleolen für eine Frage von prinzipieller Tragweite verwerten zu können. Es handelte sich um den Versuch von HAECKER (1895b, 1902) die sogenannte „Gonomerie" damit zu stützen, d. h. die Tatsache, daß nach der Kopulation der beiderlei Sexualkerne die ♂ und ♀ Anteile durch die aufeinanderfolgenden Zellgenerationen geschieden bleiben und jeder auch seinen eigenen Nucleolus behält. Bei zoologischen Objekten (Cyclops) mag das in der Tat zutreffen. Die zahlreichen botanischen Beispiele aber, die HAECKER anführt, werden wir kaum in dieser Weise deuten

wollen. Es handelt sich, soweit mir bekannt, hier wohl durchgehend um Zufallsbilder.

Die Gestalt der Nucleolen ist, wie eingangs hervorgehoben, meist kugelig oder ellipsoidisch. Aber es ist wohl zweifelhaft, ob diese Form immer eine natürliche ist und nicht öfters durch die Fixierungsmittel so bedingt wurde. Denn die Anzeichen mehren sich, daß, zum mindesten vorübergehend, während der „Prophasen" der Kernteilungen amöboide Gestaltsveränderungen häufig vorkommen können. Das läßt auf Veränderungen der Oberflächenspannung schließen und diese wieder auf stärkere Stoffwechselvorgänge. ZACHARIAS sah sogar (1902) im lebenden „Ruhekern" der Rhizoiden von *Chara*, wie der Nucleolus hier „andauernd langsam seine Gestalt veränderte. Außer stumpferen Einbuchtungen und Vorsprüngen entstanden auch zugespitzte Fortsätze, die wieder einge-

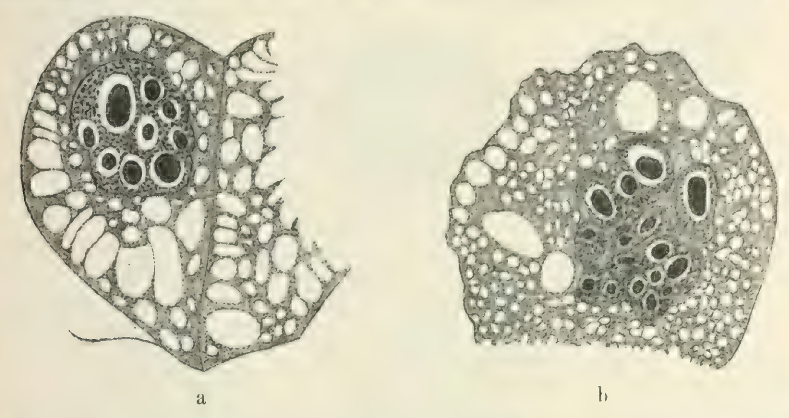


Fig. 48. *Caltha palustris.* Antipodenkerne äußerst nucleolenreich. a auf dem Höhepunkt der Entwicklung; b zur Zeit des Degenerationsbeginns, wobei der Kern in einzelne Stücke zerfällt. Vergr. 600. (Nach HUSS.)

zogen wurden. In einem Falle erfolgte das Einziehen eines spitzen Fortsatzes so rasch, daß es unmittelbar als Bewegung beobachtet werden konnte" (vgl. auch RŮŽICKA 1906b, S. 550, HEIDENHAIN 1907, S. 184). Dürfen wir hier auf aktive Formänderungen schließen, so sind sie andern Ortes auch sicherlich nur passiv bedingt. Allein die Anlagerung des Kerngerüstes kann schuld daran sein (z. B. LUNDEGÅRDH 1910b, S. 185, 1912d, S. 256). „Die feinen Maschen des Karyotinnetzes verursachen daher entsprechende Vertiefungen und Erhebungen der weichen Oberfläche des Kernkörperchens, ebenso wie auf einer Wasseroberfläche schwimmende Öltröpfchen derselben eine höckerige Figuration mitteilen". Und bei A. MEYER (1920, S. 192) können wir einige Erfahrungen zusammengestellt finden, aus denen die leichte Beeinflussung der Form auf mechanischem Wege ganz allgemein deutlich hervorgeht.

Von besonders geformten Nucleolen hörten wir soeben für gewisse Algen sowie Pteridophyten. Am längsten bekannt sind sie hier aus den Kernen der Internodialzellen von *Chara* und *Nitella*. Die Bilder, wie sie JOHOW (1881, vgl. Fig. 2, S. 5), ZACHARIAS (1885), E. OVERTON (1890), KAISER (1896) gaben, bringen die charakteristischen Veränderungen während der Ontogenese der Nuclei zwar schon gut zum Aus-

druck, aber die Nucleolar-Substanzen waren noch nicht klar vom „Chromatin“ getrennt. ZIMMERMANN (1896, S. 39) stellte die Sachlage richtig, aber erst DĘBSKI (1898, S. 645ff.), schilderte das Verhalten der Nucleolen genauer. In den ruhenden Zellen am Vegetationspunkt finden sich nur ein, seltener 2—3 Kernkörperchen ein. Bald zeigen sich in den weiter nach abwärts gelegenen Zellen anstatt dessen ellipsoidische und weiterhin schraubenförmige Nucleolen unter immer stärkerer Verlängerung ihrer Längsachse. Gleichzeitig wird auch die Breite an einzelnen aufeinanderfolgenden Stellen verschieden, und schließlich zerreißen die Nucleolen an den dünnsten Stellen. „In verschiedener Weise gekrümmte und mit verschiedenen Fortsätzen versehene Stäbchen und eckige, abgerundete, kugelige und gelappte Körper von verschiedener Größe kommen meistens gleichzeitig vor.“ Auch die Teilstücke können sich dann noch sekundär verändern, Fortsätze treiben und in Stücke zerfallen. Und in ganz alten Zellen haben wir schließlich meist lauter kleine kugelige Körper.



Fig. 49. *Chara fragilis.* a der Kern des obersten Internodiums des Stengels (von oben gesehen). Nucleolus schon peripherisch und etwas unregelmäßig. Um den geschrumpften Kern die weit entfernte Kernmembran; b Kern aus einem Querschnitt durch ein junges Blattinternodium. Nucleolus peripherisch und halbkreisförmig; c wie b, nur älteres Stadium; d junger Kern mit schon fragmentierten Nucleolen aus dem dritten Stengel-Internodium. Vergr. 1385. (Nach DĘBSKI.)

Vergleichbare Daten erhalten wir auch von dem Studium der Florideen (SCHILLER 1911, siehe Figuren 24, S. 20 und 47, S. 75). So besitzt *Antithamnion cruciatum* in seinen älteren Langtrieben und den Basalzellen der Kurztriebe eine starke Zunahme der Nucleolarsubstanz. Besonders mächtig sind aber deren Veränderungen bei *A. plumula*. Schon die jüngeren Stadien zeigen in den langen Kernen der Stämmchenzellen charakteristische pseudopodienartige Fortsätze des Nucleolus: dieser vergrößert sich dann und teilt sich dauernd unter starker Substanzzunahme. Mit dem Alter der Zelle nimmt die Zahl der Nucleolen immer mehr zu; ihre Größe nimmt dabei vom Zentrum des Kerns nach der Peripherie hin etwas ab. Daß ferner die Formen der Einzelnucleolen sehr wechselnde sind, läßt sich leicht nach den zitierten Figuren feststellen.

Bei Pteridophyten beschrieb wohl zuerst SCHOTTLÄNDER (1892) Nucleolen von abweichendem Typus in den ausgewachsenen vegetativen Zellen der Prothallien von Gymnogramme, wo sie „bandförmig“ sein können. Ähnliches sahen FARMER und DIGBY (1907) für *Athyrium filix femina* var. *clarissima*. Vor allem aber sei auf die Beschreibungen von BERGHS (1907) (s. Fig. 50) und STRASBURGER (1907a) für *Marsilia* verwiesen. Die Nucleolen sehen hier direkt chromosomenähnlich aus. Und da die färbbare Substanz im Ruhekern wegen der Chromatinarmut fast ganz in die Nucleolen verlegt ist, wird der irrtümliche Eindruck noch erhöht. Trotzdem dürfen wir nicht auf das Vorkommen von „Amphinucleolen“ hier schließen (vgl. oben S. 52). — In abgeschwächtem Maße vermögen auch sonst die Pteridophyten häufig recht sonderbare Nucleolenformen aufzuweisen. Erwähnt sei nur, daß nach BEER (1913) z. B. bei *Equisetum* sowohl in den „prämeiotischen“, wie den „meiotischen“ Kernen des Archespors bis zu 6 Nucleolen vorhanden sein können, die länglich, wurmförmig oder uhrglasförmig aussehen.

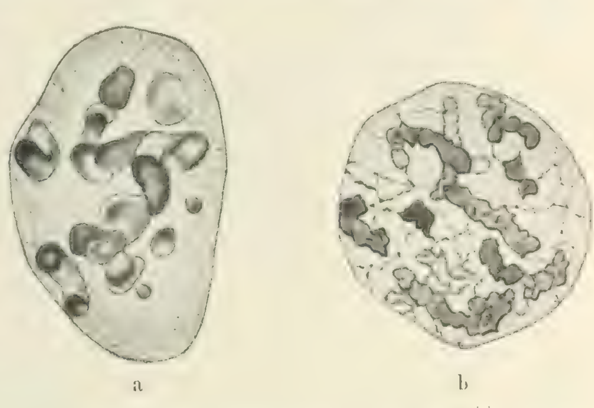


Fig. 50. *Marsilia Drummondii*. a Kern aus dem Wurzelmeristem; b desgleichen aus dem jungen ♀ Prothallium mit eigenartigen bandförmigen Nukleolen. Das Chromatingerüst tritt demgegenüber sehr zurück. (Nach BERGHS.)

Im übrigen sei daran erinnert, daß auch in gewissen „lebhaft funktionierenden Zellen“, wie in Gallen, die Kerne auffallende Nucleolenformen haben können. So werden sie in den Nuclei der von *Synchytrium* infizierten *Anemone*-Blätter als „langgestreckt, häufig wurmförmig gewunden, wiederholt eingeschnürt“ beschrieben“ (V. GUTTENBERG 1909, S. 465). Schließlich können sie wieder in mehrere Teile zerfallen.

Und ganz neuerdings führt als charakteristisches Beispiel Mad. JACOBSON-PALEY (1920a) den Nucleolus des riesigen Endosperm-Haustorialkerns von *Arum maculatum* an (S. 56): „il se déforme, s'étire, se lobe, prend un aspect bosselé, bourgeonnant“. Später (S. 62) treibt er Pseudopodien und „sépare de sa masse amiboide, à un moment donné, certaines parties“. So kommt es wieder zu einer Fragmentierung der Kernkörperchen und bald macht sich eine Vakuolisierung bei allen bemerkbar. Völlig ähnlich verhält sich auch der Haustorialkern bei *Arisarum* (1920c).

Alles, was über besondere Strukturen der Nucleolen hier und da beschrieben wurde, wie die „Endonucleolen“ von MANN (1892, 1893), oder im Zusammenhang mit der sonderbaren Stoffverteilung, an die CAVARA (vgl. oben S. 52) glaubte[1], erscheint mir durchaus unglaubwürdig

[1]) Vgl. auch SCHMITZ (1880b), MACFARLANE (1881), GRANT (1886), KRASSER (1892), SCHOTTLÄNDER (1892), GOLIŃSKI (1893), SCHWERE (1896, S. 41), LAND (1900) („refractiv bodies“), MURRILL (1900, S. 591), WAGER (1904b), DE LITARDIÈRE (1912a).

(vgl. auch LUNDEGÅRDH 1912a, S. 455). Wir möchten alles auf besondere Vakuolen zurückführen. Diese wurden bereits von FLEMMING (1882, S. 151), SCHOTTLÄNDER (1892), ROSEN (1893), ZIMMERMANN (1896, S. 40), DĚBSKI (1897, 1898) u. a. beschrieben und sind seitdem immer wieder und wieder aufgefunden (vgl. auch A. MEYER 1920, S. 193). Freilich erscheinen sie häufiger in unsern fixierten Präparaten als im Leben (W. v. WASIELEWSKI 1899, S. 14, 18, z. B. nach Fixierung mit Sublimat, Essigsäure oder letzterer in Verbindung mit $K_2Cr_2O_7$; s. auch die Diskussion bei MALTE 1910, S. 56ff.). Aber sie lassen sich hier doch eben auch mit Sicherheit beobachten (z. B. ZACHARIAS 1902 für die Kerne der Pollenmutterzellen von *Larix*).

Und in vielen Fällen finden wir die Vakuolen in dem Maße sich vergrößern, als Nucleolarsubstanz im Stoffwechsel der Zelle „verbraucht" wird. So geben z. B. GOLIŃSKI (1893) für die Antipodenkerne der Gräser, HUSS (1906) u. a. für die der Ranales, DOP (1913 a) für die Nuclei der Endospermhaustorien von *Veronica*, JACOBSON-PALEY (1920 a-c) für die von Araceen an, daß die Nucleolen schließlich fast „schwammige Struktur" annehmen können. Und ähnliches hören wir auch von den Riesennucleolen aus Gallen (v. GUTTENBERG 1905).

Diese Vakuolisierung möchte RŮŽICKA (1906 b, S. 550) als „Ausdruck einer chemischen Umwandlung der „Nucleolarsubstanz" betrachten und darin „Tropfen einer andersartigen Substanz" sehen. Das erscheint dann selbstverständlich, wenn bei der die Vakuolisation hervorrufenden „Lösung" die gelösten Stoffe nicht sofort aus dem Nucleolus herausgeschafft werden (vgl. Kap. 3 c bei den „Kristalloiden"). Dann könnten ja wohl gelegentlich auch nur durch die Fixierungsmittel vorübergehende Ausfällungen stattfinden. (PETRI 1904 für die Nucleolen von *Allium Cepa* bei APATHIS Färbung: Goldchlorid und Jodwasser.)

So möchte ich die neueren Angaben eines so guten Beobachters wie KYLIN (1916 d, S. 550) deuten, der bei der Floridee *Bonnemaisonia asparagoides* in gewissen Nucleolen, wie besonders denen der „Ernährungszellen" der jungen Cystocarpien, 4—5, aber auch 7—8 besondere Körnchen sah, welche sich mit Eisenhämatoxylin sehr stark färbten. Sie konnten dann selbst „einer Chromosomenplatte in Polansicht täuschend ähnlich sein". Wie viel von den älteren Beobachtungen über „Strukturen" in Nucleolen hierher gehört, läßt sich wohl ohne weiteres nicht mehr feststellen.

Ganz phantastische Vorstellungen verband auch DEGAGNY (1892 a b, 1893 a b) mit solchen Nucleolarvakuolen. Sie sollten einen „Saft" enthalten, der in das Kern- resp. Zellumen ausgestoßen, sofort koagulieren sollte und so nicht nur die „Spindelfasern" bei der Kernteilung, sondern auch die Kernmembran entstehen ließe. Das Gesunde, was mir an diesem Gedanken zu sein scheint, werden wir weiter unten (Kap. 3 d, 5 e f) aufnehmen, daß nämlich durch Zusammentreten zweier löslicher Eiweißstoffe fädige Bildungen erscheinen können.

Allein bei einer Anzahl von Protistennucleolen, und zwar sowohl in echten „Karyosomen", als auch in anderen, die sich bei der Kernteilung auflösen, finden sich besondere Körperchen, die man „Centriole" nannte (s. z. B. NÄGLER 1909, MAIRE und TISON 1909, 1911 a, TH. v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD 1910, M. HARTMANN und CHAGAS 1910, BEAUREPAIRE ARAGÃO 1910, M. HARTMANN 1911, 1916, 1918 b, ALEXEIEFF

1912, 1913, ENTZ 1913b, 1918, DOFLEIN 1916, G. M. SMITH 1916a, 1918, SCHÜSSLER 1917, SCHUSSNIG 1919 usw.). Sie sollen in den „Prophasen" einer Kernteilung aus dem Nucleolus heraustreten, um die Pole einer „achromatischen Figur", der intranuclearen „Spindel" einzunehmen. Und manche Autoren meinen, daß sie für den regelrechten Ablauf der Teilung eine hervorragende Bedeutung haben. Aber es ist kein Zweifel, daß solche nucleolenbürtige Centriole oft beschrieben sind, wo an derartiges gar nicht zu denken ist. So sind z. B. die Angaben MACFARLANES (1881) für *Spirogyra, Ornithogalum, Scilla* usw., die von LAVDOWSKY (1894) für *Vicia Faba* und neuerdings die von HAASE-BESSELL (1914) für Uredineen zu bewerten. Und zweifelhaft sind wohl auch Angaben wie die von JOLLOS (1910), wonach bei den Peridineen gewisse Nucleolen Centriole führen, andere dagegen nicht; denn nicht alle Autoren stimmen damit überein (BORGERT 1910). Kritische Forschung hätte hier sicherlich noch sehr viel zu tun, und gar manche der vorliegenden Angaben sind vielleicht nur als Fingerzeige dafür zu nehmen, wo ein Suchen nach Centriolen evtl. lohnend sein könnte. In diesem Sinne möchte ich vorläufig auch nur die Funde VAN WISSELINGHS (1913b) bei *Zygnema cruciatum* deuten, der hier 2 kleine Punkte auf dem Nucleolus — oder halb eingesenkt in ihn — sah, welche nach Behandlung mit Chromsäure schärfer wurden. Sie standen einander gerade gegenüber und schienen oft durch einen feinen Faden verbunden. (Im übrigen vergleiche man unsere Ausführungen in Kap. 5b c.)[1])

Wir hörten oben bereits, daß die Nucleolen morphologisch wie chemisch deutlich von dem Karyotingerüst der Kerne getrennt sind. Das scheint schon aus dem hellen „Hof" hervorzugehen, der sich in fixierten Präparaten fast immer um die Kernkörperchen findet. Ja man hat in Zweifelsfällen die Höfe benutzt, um die Nucleolen von „Chromocentren" zu unterscheiden (ROSEN 1893, 1896). Relativ selten finden sich auch Angaben, daß der Hof fehlen kann, so nach ANDREWS (1901) für die Nucleolen der Pollenmutterzellen von *Magnolia*, nach MOTTIER (1907) für die von *Lilium*, nach BEER (1912) für die von *Tragopogon*, nach SAKAMURA (1914) für die von *Vicia* usw.

Trotzdem besteht für uns kein Zweifel, daß die Höfe durchweg Fixierungsartefakte sind; das haben FLEMMING (1882, S. 152), DĚBSKI (1897), BUSCALIONI (1898a, S. 274), STRASBURGER (1905c, 1907b usw.), GEORGEVITSCH (1907, 1908), LUNDEGÅRDH (1910b, 1912d), CLEMENS MÜLLER (1912), KIEHN (1917), A. MEYER (1920) usw. wohl außer Zweifel gestellt. Bei Fixierung mit verschiedenen Reagentien zeigte sich gleich (W. v. WASIELEWSKI 1899), daß der Hof sehr verschieden groß sein kann. So ist er bei Sublimatfixierung (S. 14) „auffallend groß", bei der mit 3% Salpetersäure (S. 29) gar so gewaltig, daß er den größten Teil des Kernes einnehmen kann, „indem seine übrigen Bestandteile an die Kernwand gedrängt sind und dort einen mehr oder minder breiten Ring bilden". Im Gegensatz dazu erwies sich die helle Zone um den Nucleolus bei Fixierung mit Pikrinsäure (S. 22) als sehr klein, „ja in vielen Fällen gar nicht sichtbar". Ebenso stellten DĚBSKI (1897) wie STRASBURGER (1908a) fest, wie stark sich während der

[1]) Hier auch weitere Angaben über extranucleäre Centriole, die nicht aus dem Nucleolus hervorgehen. Im übrigen siehe unsere Ausführungen in Kap. 4b.

Fixierung die Nucleolen contrahieren. Und A. MEYER (1920, S. 191) fand, daß z. B. in reiner Osmiumsäure sich die Nucleolen nur wenig zusammenzuziehen brauchen, „dagegen in mittlerer FLEMMINGscher Lösung um 8% *(Galtonia)*, in Sublimat-Eisessig um 10% *(Galtonia)*, in absolutem Alkohol um 15% *(Galtonia)* bis 30% *(Allium)* des Durchmessers".

Sorgfältige Beobachtungen am lebenden Kern lassen denn auch von einer farblosen Zone um den Nucleolus nie etwas erkennen, ja wir hörten oben (S. 77), daß zuweilen die Berührung mit dem Chromatingerüst so dicht sein kann, daß dadurch eine Beeinflussung der Form des Nucleolus zustande kommt. Nur durch rein optische Effekte kann an dem stark lichtbrechenden Nucleolus ein „heller Saum" auch im Leben vorgetäuscht werden (FLEMMING 1882, ZIMMERMANN 1896, S. 40, LUNDEGÅRDH 1912d, S. 256).

Zu diskutieren wäre höchstens die Art und Weise, wie die Höfe bei der Fixierung zustande kommen. Meist wird dabei als selbstverständlich angenommen, daß sie einer Kontraktion der Nucleolarsubstanz ihre Entstehung verdanken. Nur MALTE (1910, S. 53 ff.) hält es für möglich, daß sie mit den artificiellen Vakuolisierungen zusammenhängen, von denen wir soeben sprachen. Er glaubt infolgedessen in dem Hofe keinen „leeren Raum", sondern nur gelöste Massen zu sehen, die aus dem Nucleolus heraustreten und das Kernnetz vor sich herschieben. Mir scheint diese Deutung nicht sehr wahrscheinlich. Was sollen das für säurelösliche Substanzen sein, die sich je nach der Fixierung so verschieden verhalten? Aber auch hier sind die Ansichten vielleicht nicht so different, als es auf den ersten Blick scheinen könnte. Nach der gewöhnlichen Ansicht handelt es sich bei dem Auftreten von Höfen um reinen Wasserentzug, nach der von MALTE sollen daneben noch andere Stoffe in dem Wasser enthalten sein. Freilich würde erst ein wirklich chemischer Nachweis hierfür erbracht werden müssen.

Gegen die Annahme, daß wir in den Höfen ganz allgemein Kunststrukturen vor uns haben, scheint nur die Tatsache zu sprechen, daß jene zuweilen von besonders feinen Linien durchzogen sind, daß sie also dann nicht gleichmäßig hyalin aussehen.[1]) NĚMEC (1899b c, S. 316) DUGGAR (1900), HOTTES (1901), ANDREWS (1902), WAGER (1904b), MARTINS MANO (1904), GEORGEVITSCH (1908), SHEPPARD (1909), STAUFFACHER (1910a), v. DERSCHAU (1911, 1914), LUNDEGÅRDH (1913a b), KIEHN (1917), A. MEYER (1920, S. 192) u. a. haben das beschrieben und wir können es aus eigener Erfahrung bestätigen. Wir wollen es aber mit den drei letztgenannten Autoren so deuten, daß hier einzelne Partien

[1]) Die Autoren, die einfach wie ZIMMERMANN (1896, S. 40) „ohne weiteres" die Natürlichkeit der Höfe behaupten, übergehe ich. Ebenso ist es kaum notwendig, auf die Vorstellungen einzugehen, wonach hier ein besonderes „Karyoplasma" vorhanden sei (BACCARINI 1908). Ganz phantastisch dürften die Ansichten von FRANCK (1911, S. 68) sein, wonach die Höfe nicht nur Realität haben, sondern bei der Kernteilung in höchst charakteristischer Weise mitwirken, indem sie die chromatischen Teile immer mehr an die Kernperipherie zurückdrängen und dabei die Entmischung der Kernkolloide begünstigen. Endlich darf man wohl auch der Versicherung BAILEYs (1920b, S. 429) nicht zuviel Gewicht beilegen, daß in Cambialzellen der Coniferen keine Höfe zu sehen wären, sie dagegen bei den Dikotylen leicht zutage treten. Der Autor möchte daraus auf die Natürlichkeit der Höfe bei letzteren schließen.

des Kerngerüstes am Nucleolus festgeklebt bleiben und dann bei der Kontraktion des letztern sich zu dünnen Fädchen ausziehen.

Unsere vorhin gemachten Auseinandersetzungen betreffs der Veränderlichkeit der Zahl und Form der Nucleolen lassen uns bereits die Frage streifen, ob wir nicht daraus Schlüsse über die Bedeutung der Kernkörperchen für die Ökonomie des Zellkerns oder der Gesamtzelle ziehen können. Als allgemeinstes Resultat könnten wir etwa daraus ablesen, daß je mehr die Zelle resp. die Kerne funktionell angestrengt werden, desto größere Mengen von Nucleolen auftreten. Es wäre darin also ein Anzeichen für einen nahen Zusammenhang mit dem übrigen Eiweißstoffwechsel zu sehen. Aber noch wäre eine Entscheidung darüber zu treffen, ob die Nucleolen gewissermaßen nutzlose Exkretstoffe wären, die die Kerne weiter nicht zu verwerten vermögen, oder ob wir in ihnen „ergastische Stoffe" im Sinne ARTUR MEYERS (1917a b, 1920) zu sehen haben, die nur vorübergehend magaziniert und dann in Zeiten der Not wieder gelöst und zum Kernaufbau herangeholt werden. Beide Theorien werden noch bis auf die Neuzeit verfochten. Doch dürfen wir jetzt die zweite als bewiesen ansehen, wie wir unten zu zeigen haben. Die Kern-Exkret-Theorie wurde wohl von HAECKER (1895a, S. 246, 1897, S. 705, 1899, S. 116, 1912, S. 43 usw.) begründet, und der Autor meinte, daß spätestens bei Eintritt des Kernes in Teilung die abgespaltenen Stoffe aus dem Nucleus „in gelöster oder ungelöster Form" entfernt werden müssen. Die Botaniker haben diese Lehre im allgemeinen nicht angenommen. Gelegentlich hat wohl der eine oder andere sich nicht ganz abweisend gegen sie verhalten (A. FISCHER 1899, ROSENBERG 1901, S. 12)[1]. Aber von namhafteren neueren Autoren dürfte einzig und allein LUNDEGÅRDH (1912a, S. 460) den Anschauungen HAECKERS voll beipflichten. Wenn er indes sagt, die „wirklich ermittelten Tatsachen" seien ziemlich spärlich und „zumeist recht unsicher", so war das vielleicht damals nicht ganz ohne Berechtigung. Aber jetzt erscheint mir bewiesen, daß die zweite von uns skizzierte Hypothese über die Bedeutung der Nucleolen zu Recht besteht. Die Vorstellung selbst, daß sie ergastische Stoffe darstellen, ist alt. STRASBURGER (1882b, S. 530, 1884b, S. 287, 1895, S. 167 usw., GUIGNARD (1884), F. SCHWARZ (1887), MANN (1892), GOLIŃSKI (1893), ROSEN (1892), J. E. HUMPHREY (1895) usw., um nur diese älteren Autoren zu nennen, sprechen bereits dahin zielende Vermutungen aus. Aus räumlichen Beziehungen oder aus „tinktionellen Gründen" oder auch mit beiderlei Argumenten waren häufig die Nucleolen gar als Reservestoffe für ganz bestimmte Konstituenten des sich teilenden Kerns bezeichnet, wie der „Chromosomen" oder der „Spindelfasern" (vergl. unsere Ausführungen in Kap. 5e). Das sind alles auch heute noch unbewiesene Spekulationen. Denn überall könnte es sich ebensogut um Verwendbarkeit der Nucleolarsubstanz für andere als die bezeichneten Zellteile handeln.

Das Wachstum der Kernsubstanzen im allgemeinen und der Nucleolen innerhalb des Kerns braucht durchaus nicht parallel zu gehen. Aber wir haben doch auch mannigfache Angaben, daß das Volum der

[1]) Auch MAIRE (1905b, S. 137) beschreibt für den sekundären Ascuskern von *Morchella esculenta* die Absonderung bestimmter „Sekretionskörner", wie sie analog auch in den Nucleolen außerhalb des Kerns sich hier einfinden.

Nucleolen „eine analoge Zu- und Abnahme" zeigt. Das beschreibt Schwarz (1887) für die Wurzelspitzen von *Zea*, *Oncidium* und *Anthurium* sowie für die Stammspitzen von *Pisum*, *Fuchsia* und *Phaseolus*. In den großen Gefäßzellen von *Zea Mays* betrug die Nucleolarmenge schließlich das 14fache, im Rindenparenchym von *Oncidium* das $10^1/_2$fache, im Markparenchym von *Phaseolus* immer noch das 5fache von dem am Vegetationspunkt. Und wenn in den Wurzeln von *Anthurium* oder im Stengel von *Fuchsia* nur eine Maximalzunahme von 3 resp. 2mal der Menge von der am Vegetationspunkt war, so war das dadurch zu erklären, „daß diese beiden letzten Pflanzenteile überhaupt sehr inhaltsarm waren und daher auch die Menge des für die Stoffaufnahme zu Gebote stehenden Materials eine geringe war". Rosen (1896, S. 240) macht später darauf aufmerksam, daß die Nucleolen von ihrer Maximalgröße ganz allmählich und keineswegs ganz gleichmäßig herabsinken. Nur wo es sich um einen offenbaren Stillstand oder eine starke Verlangsamung im Gesamtstoffwechsel des Kerns handelt, kann die Nucleolarsubstanz noch weiter zunehmen — offenbar auf Kosten der Karyotinmengen. In derartigen Fällen können wir öfters ein enormes Anschwellen der Nucleolargrößen ohne gleichzeitige Veränderungen der Kerngrößen sehen. Und bereits Rosen hatte den Eindruck, daß die Nucleolen dann vielleicht nicht mehr „verarbeitet" werden können. Die Grenzen gegenüber Erscheinungen der Kerndegeneration sind hier sehr fließende. In unserem Kapitel 10 kommen wir auf diese Frage weiter zurück.

Vergleichen wir die Eizelle der Angiospermen mit ihren Nachbarzellen, den Synergiden, so fällt uns ihr größerer Gehalt an Nucleolarsubstanzen meist auf. Sie „braucht" eben auch mehr Reservematerial. Und da ist eine Beobachtung von A. Ernst (1909, S. 162) von Interesse, wonach bei *Burmannia coelestis* die Synergiden ohne Nucleolen sich nicht weiter zu entwickeln pflegen, die mit Kernkörperchen dagegen sich apogam zu Embryonen ausbilden können. Die enormen Vergrößerungen, die oft gerade die Pollenschlauchkerne in ihrem Nucleolus haben (Fig. 51, vgl. auch Fig. 46), können ebenfalls mit dem starken Wachstum der Zelle in Zusammenhang gebracht werden, umsomehr als bekanntlich die Pollenschläuche ganz ohne von außen kommende ergastische Stoffe auszukommen vermögen und im Cytoplasma nur Fette oder Kohlehydrate aufgespeichert sein können (vgl. z. B. Tischler 1917 b).

Die letztgenannten Beispiele zeigen uns nun schon, daß der von Schwarz, Rosen usw. angenommene Parallelismus zwischen Kern- und Nucleolar-Entwicklung hier nicht mehr zutreffen kann. Ja wir müssen den Satz der beiden schlesischen Autoren wohl auf embryonales Gewebe beschränken. In manchen „lebhaft funktionierenden Zellen" nämlich sehen wir direkt eine Art „Überernährung" der Kerne (Palm 1915, S. 49), und die Nucleolarmassen können trotz starker Inanspruchnahme nicht „aufgebraucht" werden. Dagegen sah Rosenberg (1899, S. 88) in den gereizten Drüsenzellen der *Drosera*-Tentakeln die Nucleolen immer kleiner werden, ja auf dem Höhepunkt der Verdauung fast ganz verschwinden. Ähnliches hören wir auch von den Diastase sezernierenden Zellen des Scutellum von *Zea* (Reed 1904), für die Septalnektarien gewisser Pflanzen (*Hosta*, *Hemerocallis*, *Haemanthus*, *Narcissus* usw. Schniewind-Thies 1897), für die im „Kampf" mit den Bakteroiden

befindlichen Zellen von Leguminosen-Wurzeln (PEIRCE 1902) usw. usw., (vgl. unsere ausführliche Behandlung in Kap. 4 a). Die Reserven werden also hier überall viel weitergehend herangezogen.

Von gewissem Einfluß auf den Grad der chemischen Umsetzung können natürlich die Außenfaktoren sein. So wird nach SCHRAMMEN (1902) und GEORGEVITSCH (1910 b) bei Kälte im allgemeinen eine Vermehrung der Nucleolarsubstanz eintreten, denn der Verbrauch ist langsamer, während bei höheren Temperaturen umgekehrt infolge stärkeren Verbrauches eine Abnahme zu beobachten ist.

Neuerdings hat das O. HARTMANN (1919 b) mit eingehenden Zahlenangaben für die Kerne in den Wurzelspitzen von *Zea, Pisum, Phaseolus* und *Helianthus* belegt. Und da bei den höchsten Temperaturen noch eine stärkere Vakuolisation einsetzt und der Grad der Dispersion der Hydrokolloide dadurch erhöht wird, ist die tatsächliche Abnahme der eigentlichen Nucleolarsubstanzen selbst größer als aus den Tabellen hervorgeht. Ja für *Helodea*-Blätter beobachtete HARTMANN bei hohen Temperaturen eine so starke Vakuolisation des Nucleolus, „daß er beträchtlich aufquillt und an Volumen stark zunimmt, allerdings dadurch fast unsichtbar wird" (S. 213).

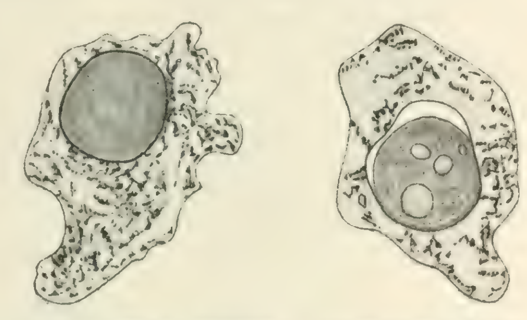


Fig. 51. *Ipomoea purpurea.* Pollenschlauch-Kerne mit mächtigen Nucleolen. Vergr. ca. 1500. (Nach BEER.)

Aus alledem kann man aber höchstens Indizien für die Reservestoffnatur der Nucleolen entnehmen. Bewiesen ist der alte Satz erst durch die planmäßig angestellten Versuche von ARTUR MEYER (1918, 1920) und seines Schülers KIEHN (1917).

Vor Jahren bereits hatte ZACHARIAS (1885) die Beobachtung gemacht, daß in alternden Zellen die Nucleolen eine sehr auffallende Größenabnahme zeigen können, z. B. in den Laubblättern von *Galanthus nivalis* (vgl. auch ZACHARIAS 1895, S. 241). Und ROSEN (1896, S. 266) gibt ebenso für die absterbenden Zellen der Wurzelhaube von *Vicia Faba* als erstes Zeichen des Alterns die Lösung der Nucleolen an (ferner STRASBURGER 1907 b usw). Aus neuerer Zeit sei an die Angaben von KIEHN (1917) und A. MEYER (1920, S. 202) erinnert, daß in den absterbenden Gefäßen die gleiche nucleolare Lösung zu beobachten ist. Solch „ökonomische" Verwertung ist aber nicht die Regel, denn meistens sieht man bei den im Herbst abfallenden Blättern (Typus: *Sambucus racemosa*, ZACHARIAS 1885) die Nucleolarsubstanz noch nicht aus den Kernen verschwunden.

Wo aber die Nucleolen überhaupt aufgelöst wurden, da ließ sich dies durch Verdunkeln beschleunigen (ZACHARIAS 1885, SCHILLER 1911)[1].

[1]) Bei *Antithamnion cruciatum* war zwar nach 48 Stunden Lichtentzug die Zahl der Nucleolen erheblich zurückgegangen, dann aber wurde ein stationärer Zustand erreicht. Bei *Antithamnion plumula* waren gar nach 24 Stunden Verdunkelung alle kleineren Kernkörperchen verschwunden und die übriggebliebenen erschienen abgerundet.

Hier knüpften Kiehn und Artur Meyer an. Vergleiche zwischen einem normal gewachsenen, einem 36 Tage und einem 2 Monate verdunkelten Laubblatte von *Galtonia candicans* zeigten, daß die durchschnittlichen Volumina der Nucleolen sich verhielten wie 1 : 0,38 : 0,18. Und ganz besonders zeigte sich im Assimilationsparenchym ein Verlust an Nucleolarsubstanz, der schließlich bis zu 95% gehen konnte, während die Nucleolen der Epidermis, vor allem im Anfange der Verdunkelung, eine sehr geringe Abnahme aufwiesen. Andererseits ließ sich die allmähliche Ablagerung der Nucleolar-Reserven im Laufe des Sommers durch Vergleiche in folgender Weise feststellen. Es wurden untersucht, 1. die zweitäußerste Laubblattbasis einer im vollen Wachstum begriffenen Pflanze am 1. Juli, 2. die entsprechende Zwiebelschuppe einer in den Ruhezustand übergehenden Pflanze am 6. November, 3. die analoge Laubblattbasis einer völlig ruhenden Zwiebel im Dezember. Das Gesamtvolum der Nucleolen war am geringsten in 1, am größten in 3. „Im unteren Teile des zentralen Parenchyms der Blattbasen" waren die Größen z. B. in 1. 15 cbμ, in 2. 30 cbμ (Zunahme gegen 1 = 100%), in 3. 34 cbμ (Zunahme gegen 1 = 126%).

Und Kiehn (1917, S. 39) spricht weiter resumierend: „Gleichzeitig mit der Stärkespeicherung nimmt am Ende der Vegetationsperiode auch das Gesamtvolumen der Nucleolen in den Geweben der Zwiebelschuppen allgemein zu, im zentralen Parenchym um mehr als 100%." Nur in der Epidermis (die ja nicht als Speichergewebe dient) bleibt das Volum nahezu unverändert.

Umgekehrt verfolgte Kiehn zahlenmäßig im wachsenden Endosperm von *Galtonia* das Verhalten der hier verbrauchten Nucleolarsubstanz. Er fand dabei folgende Werte, die für sich selbst sprechen:

junger vielkerniger Protoplast . . .	Gesamtvolum =	52	cbμ
vielkerniger Protoplast, unmittelbar vor Bildung der Zellwände . . .	„	101	„
desgl. unmittelbar nach Bildg. d. Zellw.	„	75	„
kurz vor Beendigung der Zellteilung im Endosperm	„	65	„
im ruhenden Endosperm	„	56	„
bei d. Keimung, 10 Tag. nach d. Aussaat	„	13	„
„ „ 17 „ „ „	„	2,7	„
„ „ 20 „ „ „	„	0	„

(oder nur noch Spuren!)

A. Meyer (1918) gibt zu erwägen, ob vielleicht das Nucleolareiweiß nur im Kerne existenzfähig wäre, wie die Stärke in gewissen Plastiden. Und wir könnten dabei an die Vorstellungen von M. Heidenhain (1907, S. 200) anknüpfen. Dieser Autor denkt sich, daß bei dem Kernwachstum die notwendigen phosphorreichen sauren „Radicale" an viel Eiweiß gebunden in den Kern hineingetragen werden, worauf dann im Kern selbst die phosphorarmen Verbindungen in Eiweiß und phosphorreichere Verbindungen zerlegt werden. Dies Eiweiß wäre eben die Nucleolarsubstanz. Haeckers Idee von deren „Sekretion" könnte also mit unseren jetzt gewonnenen Vorstellungen von ihrer späteren Nutzbarmachung evtl. verknüpft werden. Aber um mehr als Vermutungen handelt es sich dabei wohl auch nicht. Und sie erscheinen mir nicht gesicherter, wie

die von Guilliermond (1908 a) und Schürhoff (1918 a), daß die Nucleolarsubstanzen auch wieder zum Chromatinaufbau herangezogen werden, wenn dieses im Stoffwechsel verbraucht ist. Die von einzelnen Autoren wie Mottier (1899, S. 359), Körnicke (1903, S. [111]), v. Derschau (1904), Farmer (1907 b), Richards (1910), Tröndle (1912) usw. vorgetragene Ansicht, daß wir in den Nucleolen Reservestoffe sehen dürfen, die „nach Bedarf" verwendet werden, scheint mir nach Lage der Dinge immer noch die vorsichtigste zu sein[1]). —

Nur anhangsweise sei darauf hingewiesen, daß die Bezeichnung „Nucleolus" auch für Zell-Strukturen benutzt ist, die gar nichts damit zu tun haben. Eriksson (1904 b, 1905, 1910, 1911, 1916, 1918) hat nämlich bei seinen eigenartigen cytologischen Begründungsversuchen der „Mycoplasma-Lehre" in den Zellen der Wirtspflanzen charakteristische mit basischen Anilinfarben stark tingierbare Körperchen gesehen, die er Nucleolen benennt. Er glaubt, daß sie zu dem Plasma der Uredineen und Phycomyceten gehören, die hier als „innerer Keim" von Generation zu Generation in der Wirtspflanze übertragen werden sollen. Der Name „Nucleolus" wurde von Eriksson jedenfalls nur deshalb gebraucht, weil die färbbaren Körper eine gewisse Ähnlichkeit mit manchen Protistenkernen haben, deren Karyosom amphinucleolärer Natur ist. Es ist nun wohl ganz sicher, daß diese „Nucleolen" in den Zellen in der Tat auftreten, habe ich sie doch selbst genugsam gesehen und gefärbt (s. Eriksson und Tischler 1904). Auch ein starker Gegner der Mycoplasma-Lehre, Klebahn (1904) bildet sie in ähnlicher Weise ab (vgl. auch Haase-Bessell 1914). Allein die Deutung, die der schwedische Mykologe seinen Bildern gibt, ist sicherlich irrig.

Man kann wohl mit größerer Wahrscheinlicheit sagen, daß es sich um irgend welche Exkretstoffe handelt, die in der Wirtszelle unter dem Einfluß der Pilzhyphen gebildet werden. Der Versuch, den Zach (1910 b) machte, die von Eriksson vorgenommene Seriierung seiner Bilder einfach rückwärts zu lesen, konnte von diesem noch zurückgewiesen werden (Eriksson 1910). Und Zachs „Exkretkörper" dürfen also nicht mit Erikssons Nucleolen identifiziert werden. Beauverie (1911) hält alles für metachromatische Körperchen, resp. Volutine. Aber seine, wie Frau Haase-Bessells (1914) Studien haben doch auch noch keine Klärung gebracht. Vielleicht sehen wir in den „Nucleolen" überhaupt nur nekrotische Phänomene der bereits irreparabel geschädigten Zellen.

c) Die Eiweiß-Kristalloide und die sonstigen Kerneinschlüsse

Inhalt: Verbreitung der Eiweißkristalloide im Zellkern. Formen der Kristalloide. Ihre Entstehung und ökologische Bedeutung. Fragliche Fälle kristallinischer Gebilde. Angaben über Vorkommen von Gerbstoffen, Chlorophyll und Stärke im Kern. Fettausscheidung im Nucleus.

Den Nucleolen müssen die Eiweißkristalle eng an die Seite gestellt werden. Hier wie da handelt es sich um Einschlüsse in der Karyolymphe, die mehr oder weniger vorübergehend abgeschieden werden.

---

[1]) Siehe demgegenüber den Ausspruch von Růžička (1906 a, S. 315): „Es ist jedoch selbstverständlich (!), daß einer solchen Anschauung nicht beigetreten werden kann."

Aber so allgemein verbreitet die Nucleolen sind, so relativ selten kommen die Kristalloide vor. Als erster beschrieb sie RADLKOFER (1859) in den Kernen von *Lathraea squamaria*, als nächster dann erst J. KLEIN (1878) bei *Pinguicula* und *Utricularia*. Unsere Hauptkenntnisse über sie verdanken wir aber den Studien von ZIMMERMANN (1893a, 1896). Zusammenstellungen über alle in der Literatur überhaupt vorliegenden Funde finden wir bei ZIMMERMANN (1896), MOLISCH (1913) und A. MEYER (1920). Unsere eigene Liste erstrebt das gleiche und ergänzt die anderen in einigen Zitaten. Eiweißkristalloide sind also in den Kernen folgender Arten resp. Gattungen beschrieben worden:

I. Pteridophyten

Cyatheaceae: *Dicksonia adiantoides* und andere Spezies, Blatt (POIRAULT 1893).

Polypodiaceae: *Adiantum macrophyllum, Asplenium celtidifolium, A. elatum, A. diversifolium, A. nidus, Dryopteris mollis, Blechnum fraxineum, Bl. brasiliense, Nephrolepis tuberosa, Acrostichum flagelliferum, Polypodium caespitosum, P. difforme, P. irreoides, P. loriceum, P. rhodopleurum, P. vacillans, P. appendiculatum, Pteris serrulata, Woodwardia radicans* usw. — vorzugsweise in den Kernen der Blätter, aber auch in denen des Indusium, Sporangium, Rhizom usw. (ZIMMERMANN 1893a, POIRAULT 1893, A. RUSSOW 1899).

Schizaeaceae: *Aneimia Phyllitidis*, Blatt usw. (ZIMMERMANN 1893a).

Parkeriaceae: *Ceratopteris thalictroides*, Blatt usw. (ZIMMERMANN 1893a, A. RUSSOW 1899).

II. Gymnospermen

Coniferae: *Pinus silvestris*, Markstrahlen (STRUMPF 1898), *Larix europaea*, Mark, Sproßenden (A. RUSSOW 1899).

III. Dikotylen

Urticaceae: *Urtica urens*, Borstenhaare (KALLEN 1882).

Phytolaccaceae: *Rivina humilis*, Blatt (STOCK 1892, ZIMMERMANN 1893a), *Ledenbergia rosea*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a).

Leguminosae[1]: *Astragalus glyciphyllos*, Stamm (MRAZEK 1910).

Halorrhagaceae: *Hippuris vulgaris*, Epidermis des Blattes und Stengels (ZIMMERMANN 1893a).

Pirolaceae: *Pirola uniflora, P. secunda, P. rotundifolia, P. chlorantha, Chimophila umbellata*, Stamm, Rhizom, Blatt, Blütenboden usw. (RAUNKJAER 1882, ZIMMERMANN 1893a).

Oleaceae: Fast allgemein in der Familie, z. B. *Fraxinus excelsior, Fr. pensylvanica*, Blatt, Knospenschuppen, unreife Frucht usw. (SCHAAR 1890, STOCK 1892, ZIMMERMANN 1893a, ZWEIGELT 1917); *Syringa vulgaris* und *S. persica*, Blatt, Knospenschuppen, Fruchtknoten usw. (ZIMMERMANN 1893a, A. RUSSOW 1899); *Ligustrum vulgare*, Blatt,

[1]) Die Angabe BACCARINIS. (1895, S. 143), daß bei *Phaseolus coccineus* und *Pachyrrhyzos tuberosus* gelegentlich neben den zellularen auch nucleare Kristalloide auftreten sollen, ist seitdem nicht bestätigt worden. Der Autor neigt dazu, auch die übrigen von ihm beobachteten cytoplasmatischen Kristalloide (bei *Genista*. *Spartium* usw.) aus dem Kern abzuleiten, der später degenerieren soll (vgl. Kap. 10).

Knospenschuppen (STOCK 1892, ZIMMERMANN 1893a); *Forsythia viridissima* und *suspensa*, Blatt, Knospenschuppen (STOCK 1892, ZIMMERMANN 1893a); *Jasminum Wallichianum*, Fruchtblätter, Placenta (ZIMMERMANN 1893a); *Visiania paniculata*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a).

Linaceae: *Linum austriacum*, Epidermis des Blattes, Epidermis der Frucht (ZIMMERMANN 1893a).

Gentianaceae: *Menyanthes trifoliata*, Blatt, Fruchtknoten (ZIMMERMANN 1893a); *Limnanthemum nymphaeoides*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a).

Convolvulaceae: *Convolvulus althaeoides*, *C. hirsutus*, *C. arvensis*, *Soldanella* usw., Mesophyll, Keimblatt (BORZI 1894).

Verbenaceae: *Clerodendron Thompsoni*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a), *Verbena officinalis*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a).

Scrophulariaceae: Fast allgemein in der Familie. Bei *Lathraea Squamaria* wies schon RADLKOFER (1859) die nuclearen Eiweißkristalloide in allen Teilen des blühenden Sprosses nach; besonders viel waren davon in der äußersten Zellage der Samenanlagen und der Placenta, sowie in den Bracteen und der Infloreszenzachse. HEINRICHER (1892, 1896, 1900), der sie bei der gleichen Art studierte, fand sie auch schon in 0,5 mm Entfernung vom Vegetationspunkte, also überall außer dem eigentlichen Urmeristem. Fehlen taten sie dann wieder in älteren Stammteilen und in alten Rhizomschuppen. Von sonstigen Scrophulariaceen finden sich die Kristalloide ebenfalls bei *Lathraea clandestina* (HEINRICHER 1892, S. 431, 435, 1896, 1900), ferner bei *Alectorolophus maior* und zwar wieder in fast allen Teilen der Pflanze (ZIMMERMANN 1893a, SPERLICH 1902, 1906), *A. minor* (ZIMMERMANN 1893a), *A. hirsutus*, *A. subalpinus*, *A. ellipticus*, *A. angustifolius*, *A. lanceolatus* (SPERLICH 1902, 1906), *Melampyrum pratense*, *M. arvense*, *M. silvaticum*, Blatt, Fruchtknoten, Haustorien (ZIMMERMANN 1893a, SPERLICH 1902); *Pedicularis silvatica*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a), *P. palustris* und *asplenifolia*, Haustorien (SPERLICH 1902).

Bei *Euphrasia officinalis* (Blüte und Frucht) hat ZIMMERMANN (1893a, S. 130), bei *Tozzia alpina* (Haustorien) SPERLICH (1902, S. 167) vergeblich nach Eiweißkristalloiden im Kern gesucht. Aber in letzterem waren doch wenigstens „gequollene, sich auf Behandlung mit Säurefuchsin intensiv färbende Massen" nachzuweisen, die wohl „Reste" von Kristalloiden darstellen.

Im übrigen liegen noch Angaben für folgende Scrophulariaceen vor: *Digitalis grandiflora*, Blatt; *Halleria lucida*, Blatt; *Linaria Cymbalaria*, Blatt; *L. vulgaris*, Blatt, Stengel; *Mimulus Tillingii*, Blatt, Stengel, Corolle; *Paulownia imperialis*, Blatt; *Pentastemon digitalis*, Blatt; *Phygelius capensis*, Blatt; *Russelia juncea*, Blatt, Frucht; *Scrophularia scorodosmia*, Blatt; *Torenia asiatica*, Blatt; *Veronica Andersoni*, Blatt; *V. Chamaedrys*, Blatt, Stengel; *V. nitida*, Blatt, Stengel; *V. salicifolia*, Blatt, *Verbascum Blattaria*, Blatt (sämtlich bei ZINMMERMAN 1893a). Und endlich hat der gleiche Autor und nach ihm A. RUSSOW auch in den Blättern von *Lophospermum scandens* Kernkristalloide wahrgenommen.

Bignoniaceae: *Bignonia floribunda*, Blatt; *Catalpa syringaefolia*, Blatt, *Tecoma jasminoides*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a).

Gesneriaceae: *Aeschynanthus spec.*, Blatt (RAUNKJAER 1887), *Sinningia speciosa*, Blatt (ZIMMERMANN 1893a).

Lentibulariaceae: *Pinguicula vulgaris* und *P. alpina*, Blatt, speziell Drüsen, Blüte (J. KLEIN 1878, 1880, 1882, E. RUSSOW 1881, LEITGEB 1886); *Utricularia vulgaris*, speziell „Blasen“ und Borstenhaare (J. KLEIN 1880, 1882, E. RUSSOW 1881).

Campanulaceae: *Campanula trachelium*, Wurzel, Stengel, Blatt, Haare, Kelch, Kronröhre usw. (VOGL 1866[1]), SCHENCK 1884, ZIMMERMANN 1893a, A. MEYER 1920, S. 89ff.); *C. persicifolia*, Wurzel, Blatt, Fruchtknoten, *C. lamiifolia*, Fruchtknoten, *C. gemmifera*, Fruchtknoten (alles bei ZIMMERMANN 1893a), *C. thyrsoides* (DUFOUR 1886); *Phyteuma spicatum* und *Ph. orbiculare*, Fruchtknoten (ZIMMERMANN 1893a).

Stylidiaceae: *Stylidium adnatum*, Blatt, Kelch, Krone, Fruchtknoten (RAUNKJAER 1887, ZIMMERMANN 1893a).

IV. Monocotylen

Liliaceae: *Galtonia candicans*, Wurzel, Blätter usw. (KIEHN 1917), Perigon, Staubblätter usw. (LEITGEB 1886, DIGBY 1910); *Urginea maritima*, Blätter, Zwiebel (KLIENEBERGER 1917), *Chlorophytum comosum*, Blatt (SOLLA 1920), *Agapanthus umbellatus*, Blatt (SOLLA 1920), *Allium Porrum*, Blatt (SOLLA 1920[2])), *Albuca spec.*, Blatt, Zwiebel, Perigon, Staubblätter usw. (RACIBORSKI 1897a, SOLLA 1920); *Ornithogalum caudatum*, Fruchtknoten (STRASBURGER 1902b, S. 142), *Scilla patula*, Fruchtknoten (HUIE 1895).

Amaryllidaceae: *Nerine curvifolia*, Schleimsaftzellen (MOLISCH 1901).

Musaceae: *Musa textilis* und *chinensis*, in den „Blasenkernen“ der Schleimsaftzellen (MOLISCH 1899, 1901, vgl. oben S. 15)[3]).

Orchidaceae: *Neottia nidus avis*, Wurzel (W. MAGNUS 1900, S. 240).

Die Frage, ob auch bei den Thallophyten Eiweißkristalle in den Kernen auftreten können, ist zurzeit noch nicht entschieden. Die vorliegenden diesbezüglichen Angaben sind verdächtig resp. gelten nicht für gesunde Nuclei. Wenn KOHL (1907, 1908, S. 11) sie für Saccharomyces angibt, so ist das wohl ein Irrtum und er hat sicher nur Nucleolen gesehen (HENNEBERG 1915). Wenn BURGEFF (1920a) in seinen *Chaetocladium*-Gallen aus Mucorkernen Kristalle hervorgehen sieht, so handelt es sich um offenbare Degenerationsstadien des Kerns. Und die Funde von SCHÜTT (1895) an Peridineen-Chromosomen mit ihrer sonderbaren Doppelbrechung (vgl. oben S. 61) müssen wohl noch erneut geprüft werden, bevor wir ein definitives Urteil fällen können. Merkwürdigerweise sah sie genannter Forscher nur an Individuen im Golf von Neapel (bei *Podolampas bipes*, *Blepharocysta splendor maris*,

[1]) VOGL hat aber die Kristalloidnatur der in den Wurzeln von *Camp. trachelium* von ihm entdeckten Körper noch nicht erkannt.

[2]) Ob auch die von REED (1914, S. 272) für *Allium Cepa* angegebenen Kerneinschlüsse Kristalloide sind, erscheint mir noch nicht sicher. Vielleicht handelt es sich hier nur um Kunstprodukte, die bei der Fixierung hervorgerufen sind. Ähnliches gilt möglicherweise für die Angabe von KUWADA (1919, S. 6) bezüglich der Kerne von *Zea Mays*.

[3]) Man erinnere sich auch der kristallinischen Ausscheidungen in andern Blasenkernen, wie bei der Aracee *Philodendron cannaefolium*. Hier dürfte es sich aber kaum um Eiweißkristalle handeln.

Phalacroma doryphorum, Ceratium fusus), niemals z. B. an Arten aus der Kieler Bucht, selbst nicht, wenn es sich wie bei *Ceratium* um die gleiche Spezies handelte.

Die Formen der Zellkernkristalloide sind natürlich meist denen der extranuclearen ähnlich (Fig. 52 A—F). Sehr häufig finden wir rhomboederähnliche, nicht selten auch prismatische oder nadelförmige. Das Kristallsystem, das zu Zeiten ZIMMERMANNS (1896) noch nicht bekannt war, scheint auch heute noch nicht exakt festgestellt zu sein. Nach Analogie werden wir wohl reguläre und zwar z. T. holoedrische (s. a. POIRAULT 1893), z. T. hemiedrisch tetraedrische zu erwarten haben. Daneben kommen sicherlich auch hexaedrische vor (vergl. SCHIMPER 1881,

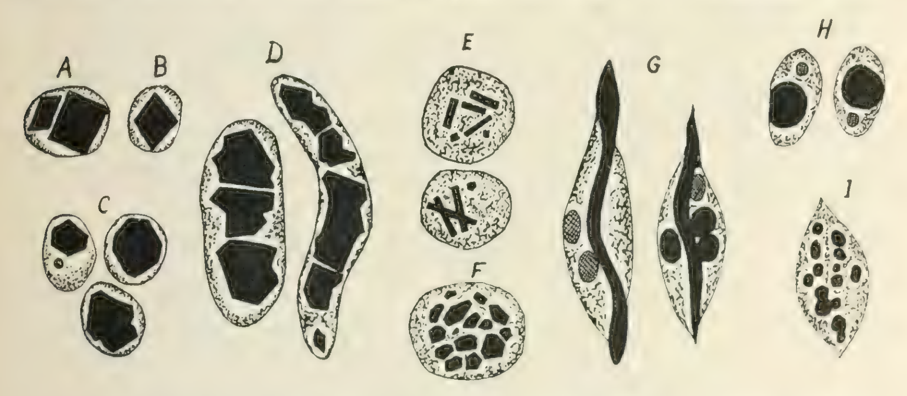


Fig. 52. Zellkerne mit Eiweißkristalloiden. A *Melampyrum arvense* (Schwammparenchym); B *Russelia juncea* (Fruchtknotenwand); C *Stylidium adnatum* (Palisadenparenchym); D *Alectorolophus maior* (Fruchtknotenwand); E *Polypodium caespitosum* (Blattepidermis); F *Melampyrum pratense* (Fruchtknotenwand); G *Campanula trachelium* (Epidermis der Fruchtknotenwand); H *Lophospermum scandens* (Blattepidermis); I *Adiantum macrophyllum* (Schwammparenchym). Die Kristalloide sind überall schwarz, die Nucleolen, wo sie sichtbar sind, schraffiert. (Nach ZIMMERMANN.)

S. 138 und 164 für die extranuclearen Proteinkristalle). Ob daneben auch rhombische und monokline Kristalle möglich sind, wie POIRAULT (1893) es für wahrscheinlich hält, ist noch weniger sicher; nur sei daran erinnert, daß erstere gerade von SCHIMPER für *Lathraea* als möglich hingestellt wurden[1]. Das Auskristallisieren in vier verschiedenen Systemen wäre jedenfalls bei der nahen Verwandtschaft der zu ihrem Aufbau benutzten Stoffe sehr eigenartig. In manchen Fällen zeigen nun die Kristalle ganz unregelmäßige Krümmungen (Fig. 52 G). Auch können die Kanten mehr oder weniger abgerundet sein, so daß nucleolenähnliche Körper entstehen (H, J). Gleiches wie ZIMMERMANN beobachtete A. MEYER. Bei *Campanula Trachelium* (1920, S. 89) sah er die eigenartigen „Verbiegungen" der Kristalloide meist erst in absterbenden Zellen, und „es machte den Eindruck, als würden die Kristalle durch die Kontraktion der Kernmembran gebogen". Mir scheint es nicht zweifelhaft, daß vielfach die Abweichungen von den zu erwartenden Kristallformen infolge

[1]) Man denke auch an Angaben über rhombische Kristalle von zoologischen Objekten (vgl. A. MEYER 1920, S. 48). Sie waren übrigens früher als reguläre Kristalle gedeutet worden.

der Lösung eines Teiles der Substanz eintraten, wie sie im Betriebsstoffwechsel der Pflanzen notwendig werden (s. a. SPERLICH 1906, S. 9).

Die Größe der Kristalloide ist, wie ein Blick auf Fig. 52 zeigt, sehr verschieden. Im allgemeinen sind die einzelnen Species aber durch ganz bestimmte Größen ausgezeichnet. Besonders mächtige sind nach ZIMMERMANN (1893a, S. 113ff.) innerhalb der reifen Frucht von *Alectorolophus maior* (s. hier auch SPERLICH 1906), der Blätter von *Melampyrum arvense* und *Stylidium adnatum*. Sehr kleine Kristalloide finden sich dagegen im Blatte von *Digitalis grandiflora* und den Samenanlagen von *Mimulus Tillingii*. Und zwar sind sie hier nicht nur absolut kleiner, sondern auch im Verhältnis zur übrigen Kerngröße. Daß die Verteilung in den einzelnen Gewebesystemen einer und derselben Pflanze sehr verschieden sein kann, insofern als manche Arten überall Kristalloide, andere nur in bestimmten Organen besitzen, können wir aus unserer obigen Zusammenfassung entnehmen.

Chemisch haben wir die Zellkernkristalloide schon oben (S. 55) charakterisiert. An dieser Stelle sei noch extra darauf hingewiesen, daß sie den extranuclearen Kristalloiden nahe stehen (vergl. A. MEYER 1920, S. 59ff.). Oft hat man den Eindruck, daß es mehr Zufall ist, ob sie innerhalb oder außerhalb des Nucleus zur Ausscheidung kommen. Nach den Beobachtungen von STOCK (1892) können bei *Rivina*, die normalerweise nur in den Kernen Kristalloide besitzt, bei reicher Stickstoffnahrung (z. B. durch längeres Liegenlassen der Blätter auf nitrathaltiger Flüssigkeit) auch im Cytoplasma die gleichen Kristalloide auftreten.

Und ein Vergleich nahe verwandter Arten, so von Farnen nach ZIMMERMANN (1893a), läßt das eine Mal Kristalloide nur im Kern, ein anderes Mal nur im Cytoplasma, endlich ein drittes Mal in Kern und Cytoplasma erkennen.

Die Entstehung der Kristalloide geht jedenfalls so vor sich, daß wir zunächst in besonderen Kernvakuolen völlig gesonderte osmotische Systeme haben, in denen die Eiweißlösung scharf von der umgebenden Karyolymphe abgeschieden liegt. Wir dürfen sie uns wohl durch Sekretion seitens des Karyotins in ähnlicher Weise, wie wir das von der Nucleolarsubstanz annahmen, zustande gekommen denken. Ja es erscheint mir nicht unmöglich, daß die Substanz, die für gewöhnlich in Nucleolen aufgespeichert wird, unter Umständen gelöst, und z. T. wieder in Kristalloiden ausgeschieden werden kann. Eine direkte Überführung von Nucleolen in Kristalloide, wie sie z. B. A. RUSSOW (1899) vorschwebt und an die auch Miss DIGBY (1910, S. 732) für *Galtonia* glaubt, erscheint mir dagegen vom chemischen Standpunkte ausgeschlossen zu sein.

Das wechselweise Vorkommen von Nucleolen und Eiweißkristalloiden, auf das A. MEYER (1920, S. 218) hinweist, verdient auch in diesem Zusammenhang betrachtet zu werden. So haben die Mesophyllzellen der Perianthblätter von *Galtonia* in ihrer Jugend relativ große Nucleolen und kleine Kristalle, während in der Blütezeit gerade das Umgekehrte gilt. Im Siebteilparenchym des Keimblattes, der Wurzel und der Laubblätter findet man Nuclei mit großen Kristallen. „Solche Zellen enthalten immer kleinere Nucleolen als solche Kerne der gleichen Gewebe, welche keine Eiweißkristalle enthalten." Auch hatte schon vor Jahren Miss HUIE (1895) gefunden, daß in den Haaren der *Placenta* und des Fruchtknotens von *Scilla patula* sogar das Auftreten von extranuclearen

Proteinkristallen mit der Abnahme der Nucleolarsubstanz in kausalen Zusammenhang zu bringen war.

Das Vorkommen der geforderten „Eiweißvakuolen“ vor der Kristallisation wurde von Zimmermann (1893a) für *Polypodium irreoides* und von Borzi (1894) für *Convolvulus* nachgewiesen. Dagegen sahen Stock (1892) für *Rivina* und Sperlich (1906) für *Alectorolophus* sofort die Ausfällung von Kristalloiden in typischer Form. Aber auch hier müßten wir natürlich zuvor ein eigenes osmotisches System annehmen; das zeigen schon die gesonderten „Häutchen“, die Sperlich um jeden Kristall wahrnahm.

Übrigens können auch nachträglich einwirkende Faktoren, z. B. solche, die die Quellung der Kristalloide begünstigen, Veränderungen hervorrufen, die manche Beschreibungen über ihre Entstehung erklären. J. Klein (1882) beobachtete u. a., daß zahlreiche Kernkristalloide in konzentrierter Zuckerlösung zu einer gemeinsamen Masse zusammenfließen. Und es ist wahrscheinlich, daß Angaben über „Kristallwachstum“ auf ähnliche Weise, gegen die A. Meyer (1920, S. 70) mit Recht polemisiert, eben gar nicht auf die ursprüngliche Kristallisation sich beziehen, sondern auf sekundäre Prozesse, die sich an diesen Körperchen abspielen.

Was endlich die ökologische Bedeutung der Kristalloide für das Zelleben anlangt, so deuteten wir oben bereits an, daß sie ähnlich wie die Nucleolen gewertet werden müssen, m. a. W. ergastische Stoffe darstellen. Ja sie werden weit leichter in den Stoffwechsel wieder hineingezogen als die Kernkörperchen. Schon J. Klein (1880) stellte für die Kristalloide von *Pinguicula* fest, daß sie beim Absterben der Blätter gelöst werden, während die Nucleolen ungelöst bleiben und (1882), daß sie bei Zellverletzung sofort aus dem Kern verschwinden können. Leitgeb (1886) beobachtete die Auflösung der Kristalloide in den Winterknospen der gleichen Pflanze, als er sie im Dunkeln austreiben ließ. Raunkiaer (1887, S. 43) sah, wie die Kernkristalloide in den alternden Blättern von *Aeschynanthus* gelöst werden. Nach Stocks (1892) Befunden findet auch in den Knospenschuppen der Oleaceen vor ihrem Abfallen eine Auflösung der Kristalloide statt, ebenso bei Kultur in stickstoffarmen Lösungen. Zimmermann (1893a) wies weiter darauf hin, daß z. B. in älteren Farnblättern immer weniger Kristalloide als in jüngeren der gleichen Spezies auftreten. Und schließlich lassen sie sich unter Umständen nur noch in der Umgebung der Sori antreffen, während ursprünglich fast das ganze Mesophyll Kernkristalloide besaß.

Die ausführlichste Studie über ihr Auftreten verdanken wir aber Sperlich (1906), der es bei *Alectorolophus* eingehend studierte. Die Kristalloidbildung und -Auflösung war hier besonders stark in der Nähe von Regionen lebhafter Zellneubildung. Zuerst fanden sie sich stets in der Epidermis ein, später auch im Grundgewebe, d. h. wenn hier ein gewisser Überschuß der Eiweißstoffe über den augenblicklichen Verbrauch vorlag. Stellte der Vegetationspunkt seine Tätigkeit ein, so hörte die Kristallbildung bald ganz auf. Kurze Zeit vor der Knospenentfaltung war das Mark der Blütenstandsachse besonders kristalloidreich. Im Leitbündelsystem fanden sie sich vorzugsweise im Siebteile ein, in auffallender Häufung namentlich da, wo ein Seitensproß angelegt wurde. Eine „immense Speicherung“ von Kristalloiden fand sich zur Zeit der Befruchtungsreife in den Kernen der Placenta und der Nabelstränge. Später lösten sie sich hier auf, um sich im Nucellus abzuscheiden.

Embryo und Endosperm blieben dagegen stets kristalloidfrei. Zur Zeit der Fruchtreife waren schließlich fast alle Kristalloide verschwunden. Mit SPERLICHS Angaben stimmen auch die von KIEHN (1917) für *Galtonia candicans* gegebenen Daten durchaus überein. Insbesondere zeigte dieser Autor, daß vor dem Absterben der Blätter die Kernkristalloide völlig im Phloemparenchym gelöst werden. Gleiches gilt für die Kristalle in den Perigonblättern nach deren Verblühen.

Der Reservecharakter der Kristalloide darf also wohl als erwiesen gelten. Wenn RADLKOFER (1859, S. 147) das seinerzeit bezweifelte, weil sie nicht immer aufgelöst zu werden brauchten, wo dies von Nutzen für die Pflanze zu sein schien, so wäre darauf nur zu sagen, daß auch sonst der Organismus nie restlos die sämtlichen verwertbaren Stoffe auszunützen pflegt. Auch ZIMMERMANN (1893a, S. 113) konstatierte bei *Mimulus Tillingii*, daß die Kernkristalloide trotz 8tägiger Verdunklung noch nicht aufgelöst waren. Ja STOCK (1893, S. 222) sah in Laubblättern von *Rivina* und *Syringa*, die einen Monat verdunkelt waren, noch genau so viel Kristalle als vor Beginn seines Versuchs. Am sonderbarsten war wohl aber, daß selbst völlig im Dunkeln aufgewachsene Blätter von *Syringa persica* gleich viel Kristalle enthielten als im Licht aufgezogene. A. MEYER (1920, S. 82), der diese Angaben in seinem Buche zitiert, meint dazu: „Hier muß noch eine uns unbekannte Ursache mitwirken, welche die Eiweißkristalle erhält." Jedenfalls will auch er nicht diese Ausnahmebeobachtungen gegen die Reservestoffnatur der Kristalloide verwertet wissen. Und die letzten Berichte, die über diese Kerneinschlüsse vorliegen, nämlich die von SOLLA (1920), zeigen, wie sich sogar die verschiedenen Gewebe eines und desselben Individuums in bezug auf die Auflösung verschieden verhalten. So konnte diese für einige Liliaceen bei Hungern infolge Lichtentzuges sowie bei mechanischer Verletzung in Zwiebelschuppen oder der Epidermis der Laubblätter nicht erreicht werden, während die Kristalle im parenchymatischen Grundgewebe frühzeitig aufgebraucht wurden.

Im Anschluß an die Proteinkristalloide sei noch über einige nicht näher aufgeklärte Fälle berichtet, in denen anscheinend irgendwelche kristallinische Gebilde im Zellkern sich vorfinden. Wir wiesen oben bereits auf die gewisser „Blasenkerne" hin (vgl. S. 14). Ferner beschreibt HUSS (1906) für die Nucleolen von Antipodennuclei oder die des primären Endospermkerns gewisser Ranales (*Helleborus spec.*, *Eranthis hiemalis*, *Aconitum spec.*, *Anemone nemorosa*) gelegentliche Kristallbildung. Daß Vakuolen hier leicht auftreten, hörten wir und auch, daß zuweilen irrigerweise besondere Strukturen in ihnen beschrieben wurden. Gelegentlich könnte ja auch einmal in der Vakuole ein Kristall ausgeschieden werden. Und da HUSS ein recht guter und sorgfältiger Untersucher ist, darf man nicht ohne weiteres von Kunststrukturen sprechen, wenngleich HUSS selbst (S. 106) diesen Einwand erwägt. Ganz ähnliches berichtet M. ISHIKAWA (1918, S. 283) für den sekundären Embryosackkern und den Nucleus der Synergiden von *Oenothera*. Die Vakuolen sind hier „often replaced by a crystalline structure . . It may perhaps be the proteid crystalloid, though its characteristic reactions could not be brought about the chemical reagents . . All transitional forms . . . from a spherical vacuole to the crystalloid . ." ließen sich auffinden. (Man vergl. auch die Anmerkungen [2]) und [3]) auf S. 90).

Eine Anzahl älterer Angaben, die ZIMMERMANN (1896, S. 47—48) z. T. übersichtlich zusammenstellt, besagten, daß im Kern außer Nucleolen und Proteinkristalloiden auch noch andere Reserven oder ökologisch wichtige Stoffe zuweilen vorkommen können, und zwar als Stärke, Gerbstoff oder Chlorophyll. Alle diesbezüglichen Angaben sind aber ganz unglaubwürdig. Stärke kann, soweit wir wissen, sich nur in Plastiden bilden. Und was die Einschlüsse anlangt, die sich mit Jod blau färben sollen, von denen STRASBURGER (1879c) und CARNOY (1884, S. 247) berichten, so handelt es sich wohl auch um irrige Beobachtungen. Bei Imprägnierung mit Tanninen oder Chlorophyll, an die noch G. A. WEISS (1866, 1878), KUTSCHER (1883, S. 58, 74) und CARNOY (1884, S. 247) glaubten, dürften postmortale Erscheinungen vorliegen. Denn bereits BÜTTNER (1897) wies die völlige Freiheit von Tanninen einwandfrei nach, uud Chlorophyll kann wieder nur in Plastiden sich einfinden.

Allein die Angaben über das Vorkommen von Fett verdienen nähere Erwähnung. CARNOY (1884, S. 247) gab seinerzeit an, daß in den Oogonien-Kernen von Pilzen Fett zu beobachten sei. ZIMMERMANN (1896, S. 48) bemerkte dazu, daß eine Kontrolle dieser Daten wegen Nichtangabe der Spezies unmöglich sei und daß ZACHARIAS (1895, S. 251) bei dem Studium zahlreicher Objekte, „die im Cytoplasma große Mengen von Fettröpfchen und dergl. enthalten, in keinem Falle das Vorhandensein von Fettröpfchen innerhalb der Kerne nachweisen konnte“. Die indirekte Beweisführung, die schon früher ZOPF (1884, S. 184) für die Kerne von Chytridiaceen-Schwärmern zu geben versuchte, insofern hier die besonders starke Lichtbrechung ihrer Nuclei kaum anders als durch Fetteinlagerung zu erklären sei, war auch noch nicht sehr überzeugend. Inzwischen ist von neueren Untersuchern BALLY (1911, S. 125) bei dem Studium von *Chrysophlyctis* zu der Überzeugung gekommen, daß hier im Kern in der Tat Fett vorhanden ist, während WAGER (1913, S. 177) für *Polyphagus Euglenae* die Fetttropfen unmittelbar neben dem Kern, aber nicht in ihm sieht. Auch MAIRE (1904a) hat im Kerninnern der jungen Protobasidien von *Coleosporium Campanulae* und in den Sporen von *Elaphomyces variegata* Fett nachgewiesen, und die „Sekretkörner“ bei *Morchella* (MAIRE 1905b, S. 137) sind vielleicht gleichfalls lipoider Natur[1]) (Fig. 53). Doch dürfte es sich immerhin um ganz seltene Ausnahmen handeln und der Ausspruch A. MEYERS (1920, S. 32, 281), daß Fett als „ergastisches Gebilde“ im Kern nicht ausgeschieden wird, im allgemeinen zutreffen. Denn die Annahme HANSTEEN-CRAMMERS (1919), wonach die gesamten, bisher als Nucleoprotoide bezeichneten Stoffe eigentlich Lipoide darstellen, ist doch zu wenig exakt erwiesen, als daß wir mit ihr rechnen könnten (vgl. oben S. 39, Anm. 1).

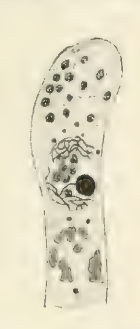


Fig. 53. *Morchella esculenta.* „Sekretionskörner“ innerhalb und außerhalb des Kerns im jungen Ascus. (Nach MAIRE.)

[1]) MAIRE selbst äußert sich hierüber sehr unbestimmt. Er gibt eigentlich nur Angaben darüber, wie sie sich tingieren. Um Glykogen, das sich sonst in den Zellen findet, scheint es sich jedenfalls nicht zu handeln (vgl. Anm. auf S. 83).

d) Die Begrenzung der Kerne

Inhalt: Notwendigkeit einer Kernmembran vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Angaben über „fehlende“ Kernmembranen. Membranen bei besonders spezialisierten Kernformen. „Platzen“ der Kernmembran. Ihre Semipermeabilität. Beziehungen zwischen Kernmembran und „Kinoplasma“.

Die Frage, ob eine distinkte Kernmembran, eine „Karyotheca“ (LUNDEGÅRDH 1912c, S. 272), den Kern gegen das Cytoplasma hin abgrenzt, ist von den einzelnen Autoren sehr verschieden beantwortet worden und wird auch heute noch nicht einheitlich beurteilt. Wir wollen versuchen, die Sachlage vom kolloidchemischen Standpunkte aus zu betrachten. Darnach haben wir den Kerninhalt als ein Gemenge von untereinander nicht mischbaren Eiweißstoffen in Hydrosolform kennen gelernt, das unter Umständen in ein „festes“, aber reversibles Gelstadium gelangen kann. Auch dem Cytoplasma kommt prinzipiell der gleiche Charakter zu. Nun könnte an der Berührungszone der beiderlei „Systeme“ eine chemische Reaktion stattfinden oder nicht. Im ersteren Falle würde bei scharfbleibender Begrenzung eine Niederschlagsmembran postuliert werden können (vgl. schon BELAJEFF 1894b, S. 436)[1]. Im zweiten Fall wäre immer noch eine „Häutchenbildung“ aus Eiweiß von der Art anzunehmen, wie wir sie (s. HÖBER 1914, S. 218) durch die Untersuchungen von RAMSDEN kennen gelernt haben. Tropfen von Chloroform, Äther, Schwefelkohlenstoff, die sich in einer Eiweißlösung befinden, vermögen sich so mit einer Membran von Eiweiß zu umgeben. Übertragen wir diese Erfahrungen auf unser Beispiel, so würde bei der erstskizzierten Möglichkeit die Kernmembran weder rein cyto- noch rein karyoplasmatisch sein, man könnte sonach mit FR. SCHWARZ (1892) ein besonderes Wort für ihre Substanz einführen (vgl. oben S. 55). Im zweiten Fall wäre sie als rein cytoplasmatisch aufzufassen (s. z. B. DARVIS 1904—1905).

Selbstverständlich braucht die Kernmembran nicht immer mit unseren optischen Hilfsmitteln in gleicher Weise sichtbar zu sein, und daher dürften auch die Angaben über ihr völliges Fehlen datieren. Selbst wo die Autoren meinen, daß „ganz bestimmt“ keine da wäre — und dies ist seit FROMMANN (1880) des öfteren gesagt worden (s. Rés. bei HEIDENHAIN 1907, S. 132) — könnte immer noch ein feines Häutchen vorhanden sein (s. a. LUNDEGÅRDH 1912d, S. 276). Und ultramikroskopische Studien, wie die von GAIDUKOV (1906a, 1910) und PRICE (1914) vermögen überhaupt nichts Positives über sie auszusagen. Vorsichtige Autoren, wie BERTHOLD (1886, S. 50) bemerken denn auch nur, wenn anscheinend keine besondere Begrenzung zu beobachten ist, sie hätten „vergebens nach einer Kernmembran gesucht“. Nur bei einer einzigen Annahme könnte sie tatsächlich fehlen, wenn nämlich Cyto- und Karyoplasma völlig identisch miteinander wären, wenigstens in ihrem „Dispersionsmittel“. Diese Lehre haben ja einzelne Autoren wie STAUFFACHER

[1]) Man vergl. auch die Ausführungen von GALLARDO (1909 usw.), daß das Cytoplasma aus Kolloiden positiver, die Kernsubstanz aus solchen negativer elektrischer Ladung zusammengesetzt sei. Ferner sei schon jetzt an LAWSONs (1903a, 1911 a, b) Schilderungen über Auflösung und Neuentstehen der Kernmembran bei der Kernteilung erinnert (s. vor allem Kap. 5f). Endlich mag noch SPEK (1920) genannt werden, der ähnliche Gedankengänge weiter ausführt und darauf hinweist, daß die Vermischbarkeit von Kern- und Plasmakolloiden bei Zerpressungsversuchen tierischer Eier bewiesen wäre.

(1910a, 1911a und b, 1914) und v. DERSCHAU (1911, 1914, 1915) sowie SHEPPARD (1909), ROSENSTADT (1918, S. 199) usw. aufgestellt. Wo eine Membran zu sehen sei, da sei sie durch die mehr oder weniger „schlechten" Fixierungsmittel bedingt, die stets allerlei Ausfällungen auftreten ließen. Bei Verwendung von absolutem Alkohol, der nur durch seine kontrahierende Wirkung etwas die Bilder verändere, wäre denn auch nie eine Membran zu erkennen. Die Autoren haben aber die Grundvoraussetzung in chemischer Hinsicht bisher nicht bewiesen, während wir umgekehrt Fälle exakt beobachten können, die im Leben eine Kernmembran klar hervortreten lassen (vgl. unten).

Gerade meristematische Kerne lassen sich nun in der Tat nach dem bloßen Augenschein als „membranfrei" bezeichnen. SCHOTTLÄNDER (1892), ROSEN (1896), GUILLIERMOND (1904c), MALTE (1908, 1910), SCHILLER (1911) usw. bringen uns Beispiele dafür. Der letztgenannte Autor sagt zwar (S. 287) für *Antithamnion*: „Selbst mit den stärksten Systemen sieht man nur eng aneinander gelagerte Körnchen", aber er fährt auch völlig in Übereinstimmung mit unseren Anschauungen fort: „Selbstverständlich muß schon aus physikalischen Gründen ein, wenn auch noch so zartes, Häutchen die Kernsubstanz vom Zellplasma trennen". Und mit dem Alter würde sich dieses dann so verstärken, daß es bessere Sichtbarkeit bekäme. Kolloidchemisch ließe sich das so deuten, daß mit dem Altern eine vermehrte Ausfällung der Membranstoffe in dem Maße ermöglicht ist, wie der Kern überhaupt seine Konsistenz verändert (vgl. oben S. 5). Und die damit verbundene „Verminderung der Elastizität" läßt sich an alternder Gelatine ja sogar „zahlenmäßig verfolgen" (BECHHOLD 1919, S. 78). Auch wissen wir, daß die Diffusionen bei jugendlichen Kernen leichter verlaufen, daß also wohl auch der Abschluß der kolloiden Systeme in der Jugend anders als im Alter ist (vgl. auch BUCHNER 1915, S. 9).

Es hätte wenig Sinn, sämtliche Angaben zusammenzustellen, bei denen der eine oder der andere Autor sich nicht von der Existenz einer Kernmembran überzeugen konnte[1]). Einige hängen jedenfalls damit zusammen, daß die Kerne so außerordentlich klein sind, daß man überhaupt an der Grenze unserer optischen Hilfsmittel angelangt ist (s. z. B. RUHLAND (1901, S. 189) für die Mycelkerne von *Armillaria*, J. B. EVANS (1907) für die jungen Nuclei bei *Puccinia* oder BURGEFF (1915, S. 356) für die von *Phycomyces nitens*). Und wenn man manche der hierher gehörigen Angaben auch gelten lassen wollte, so scheint es sich doch stets um Nuclei zu handeln, die viel Karyotin und wenig Karyolymphe besitzen. Ersteres wird leichter eine „Oberflächenmembran" bilden, die „unmeßbar dünn" bleiben kann, während bei genügender Karyolymphe, sofern diese stofflich von dem „Enchylem" des Cytoplasma verschieden ist, ein Niederschlag auftritt, der sich entsprechend deutlicher markiert. Daß unsere Erklärung korrekt ist, scheinen mir nicht nur die Zellen der

[1]) Sehr unwahrscheinlich sind z. B. solche Funde wie die von LOEWENTHAL (1905, S. 223), der für die Kerne der Dauersporen von *Synchytrium Anemones* sagt: „Eine Kernmembran ist häufig deutlich zu erkennen, wohl ebenso häufig aber ist ihr Vorhandensein mit Sicherheit auszuschließen." Ganz unphysikalisch gedacht ist ferner die Argumentation V. DERSCHAUs (1920, S. 209), wenn er für eine Niederschlagsmembran zwischen dem Kern und dem umgebenden Wabengerüst ein „Bedürfnis" nicht einsehen kann, „da der Stoffaustausch des Kernes mit dem umgebenden Zellleibe durch die Kernfortsätze viel unmittelbarer sich vollziehen dürfte".

Schizophyten (vgl. Kap. 11) zu demonstrieren, sondern auch von solchen, die „echte“ Kerne haben, die der Peridineen. Alle Autoren sind sich hier darüber einig, daß zum mindestens die Nuclei mit „Fadengerüst“ (vgl. oben S. 61) keine Kernmembran besitzen (z. B. G. KLEBS 1912, v. NEUENSTEIN 1914, DOFLEIN 1916)[1]). Es handelt sich hier ja um besonders karyotinreiche und karyolymapharme Kerne, die M. HARTMANN (1911) deswegen mit einem besonderen Namen, dem der „massigen Kerne“, bedachte. Die von manchen Systematikern mit den Peridineen in Beziehung gebrachten Diatomeen scheinen z. T. ähnliche Kern-Organisation zu haben (s. MITROPHANOW 1898, S. 309 für *Rhizosolenia* und *Striatella*). Immerhin sind diese Beobachtungen wohl weniger gesichert.

Wir werden später (Kap. 5) ausführen, wie bei vielen Pflanzen während der „Prophasen“ einer Kernteilung die Kernmembran aufgelöst wird. In Übereinstimmung damit finden wir nun Angaben dafür, daß in Nucleis, deren Karyotin sich auch im „Ruhezustande“ genannten Prophasen nähert, die distinkte Membran undeutlich wird. Wir sehen das z. B. bei gewissen Florideen-Spermatien (s. KYLIN 1916a, S. 109 für *Griffithsia*). Ebenso läßt sich vielleicht die anscheinende Membranfreiheit der generativen Kerne bei den höheren Pflanzen deuten, wenn sie aus dem Pollenschlauch austreten. (SARGENT 1897, S. 211, KÖRNICKE 1903, S. (78)).

Den Angaben von fehlenden oder ungenügend differenzierten Kernmembranen stehen nun eine überwältigende Menge von solchen gegenüber, die uns deutliche, oft selbst ziemlich dicke Kernmembranen erkennen lassen. Es ist STAUFFACHER und v. DERSCHAU zuzugeben, daß die meisten von fixierten Präparaten stammen[2]), aber es existieren doch auch Daten, nach denen die Membranen am lebenden Kern gesehen wurden (s. z. B. LUNDEGÅRDH 1912d, S. 276 für botanische, BRÜEL 1915, S. 865 ff. und GROSS 1916 für zoologische Objekte). Am deutlichsten scheinen mir die zu sein, in denen besonders viel Karyolymphe oder auch eine andere „Vakuolenflüssigkeit“ sich befindet, wie das in den „Blasenkernen“ der Fall ist (MOLISCH 1899, 1901, s. oben S. 13). Die Membran kann hier selbst scharf gespannt sein und einen Druck aushalten, der von einem „Saft mit hohem osmotischem Äquivalent“ herrührt. Künstlich ließ sich durch Zusatz von destilliertem Wasser bei *Clivia miniata* etwas Ähnliches erreichen. Eine ungemein deutliche Kernmembran fand MOLISCH (1899, S. 189) ferner für die Riesenkerne in den Schleimbehältern von *Aloe*. Vielfach beobachtete er hier eine „so deutliche, scharf abgesetzte Kernhaut, daß die Kerne förmlich eingekapselt schienen“. Die Dicke der Membran schwankte von einem kaum sichtbaren Häutchen bis zu 1 μ. Ja, durch Zusatz von 10% Kochsalzlösung konnten die Kerne platzen und die leere Membran allein liegen bleiben.

Ein derartiges Platzen soll nach GATES (1907b, S. 9, 1911b, S. 912 ff.) auch normal vorkommen können, wenn der Druck in der Karyolymphe einmal besonders groß wird. Daran möchte ich nicht glauben, vielmehr scheinen mir hier in der Tat nur die Fixierungsmittel

[1]) Nur DOGIEL (1906) gibt für zwei Spezies eine Membran an.

[2]) s. a. LIDFORSS (1915, S. 233) über die „postmortal“ entstandenen Kunstprodukte. Und auch NĚMEC (1910c) fand, daß gerade bei langsam absterbenden Kernen die Membranen oft besonders derb sein können (s. a. Kap. 10).

an solchen Bildern schuld zu sein. Freilich können selbst diese Präparate von Interesse werden, da sie auch für die Genese der normalen Membran etwas auszusagen vermögen. Denn bei dem Platzen und Heraustreten des Kernsaftes ins Plasma bildet sich sofort eine neue Membran, also ganz wie wir das nach Analogie der „wachsenden TRAUBEschen Zellen" erwarten dürfen. Ist einmal der Kernsaft irgendwie vor einer Reaktion mit dem umgebenden Cytoplasma geschützt, so kann nach Verletzung der Membran der Verschluß ausbleiben. ANDREWS (1915, S. 240) fand z. B., daß an zentrifugierten Kernen, deren Nucleolen gewaltsam ausgetrieben worden waren, das Loch, durch das sie gegangen sind, nicht verschlossen wird. Ein wirkliches „Verständnis" dieser beiden Typen haben wir zurzeit aber noch nicht.

Kommt auch die Begrenzung der Nuclei in der von uns angenommenen Weise zustande, so brauchen wir doch nicht die Kernmembranen als starre Hüllen anzusehen. Mit weit mehr Wahrscheinlichkeit werden wir sie für „semipermeabel" halten dürfen, ähnlich wie die cytoplasmatischen Abschlüsse freier Oberflächen (ROSENBERG 1899, LOEB 1906, S. 68 ff., MACALLUM 1908b, NĚMEC 1910c, LAWSON 1911a b, FARMER 1912a, HABERLANDT 1918a, S. 29 usw.) Die „Poren", die z. B. noch CARNOY (1884, S. 253) leugnete, müssen also, „ultramikroskopisch betrachtet", vorhanden sein. MACALLUM wies speziell darauf hin, daß auf diese Weise am besten das Fehlen von freien Kohlehydraten und Fett, sowie von anorganischen Salzen für die Kerncolloide erklärt werden könnte[1]). NĚMEC betonte das sofortige Schrumpfen der Nuclei, sowie die Semipermeabilität verloren geht. Und aus ROSENBERGS Funden (S. 88) läßt sich schließen, daß sich der Grad der Semipermeabilität durch die Einwirkung von Außenfaktoren wahrscheinlich ändern kann. Es war nämlich an den „gereizten" Tentakeln von *Drosera* zu beobachten, daß die Membranen hier „fast unsichtbar" werden können (vgl. ferner W. MAGNUS 1900 für die „Verdauungszellen" von *Neottia* usw., s. weiter unten in Kap. 4a)[2]). Auch hat die besondere Beschaffenheit der Kernmembran herhalten müssen, um das Auftreten bestimmter Kernformen zu erklären (vgl. schon oben S. 5). Als Beispiel können wir auf YAMANOUCHIS (1908b) Ausführungen verweisen, der für die Umbildung der Spermatozoiden von *Dryopteris* ausführt, wie die Verteilung der chromatischen Substanz im noch gerundeten Kern ungleich wird, und diese sich an einzelnen Stellen dicht zusammendrängt, an anderen sehr vermindert. „The nuclear membrane, very delicate at this time, seems to be easily influenced by any change which occurs in the interior of the nucleus, so that the region where the chromatin clumps are densily crowded may protrude above the spherical surface of the nucleus, while the region with scanty chromatin material may form a depression or furrow. This unevenness in the form of the nucleus, brought about by the irregular aggregation of the ragged chromatin clumps in different regions of the interior, develops in such a direction that the nucleus becomes metamorphosed into a coiled structure."

[1]) Später (1910, S. 499) wollte er lieber die hohe Oberflächenspannung der Kernsubstanzen für das Nichteindringen verantwortlich machen.

[2]) Man vergleiche auch unsere Ausführungen in Kap. 8 über das Problem, warum gewisse Kerne miteinander verschmelzen, während andere das nicht zu tun vermögen.

Mit unserer Auffassung der Kernmembran erledigen sich alle jene Vorstellungen, die aus einer besonderen Tinktionsfähigkeit Schlüsse auf ihre morphologische Wertigkeit ziehen wollen. Vor allem würde die STRASBURGERsche Ansicht fallen, daß sie aus „Kinoplasma" bestehen und damit besondere „Verwandtschaft" zu den bei der Teilung des Kerns auftretenden „Spindelfasern" zeigen müsse (z. B. STRASBURGER 1898, S. 523, s. a. MOTTIER 1897, S. 191, KÖRNICKE 1903, S. (78) usw.) Selbst wenn MIEHE (1899, s. oben S. 7) eine besondere Verbindung zwischen der „kinoplasmatischen" Kernwand und dem Plasmoderma nachwies, so ist damit doch nichts anderes gesagt, als daß die Niederschlags- oder die Haptogenmembranen um die Kernhöhle mit gewissen im Cytoplasma ausfällbaren „Fadenstrukturen" fest zusammenhaften können. Und ebenso ist aus einem gelegentlich beobachteten Anheften der Kernmembran am Cytoplasma oder am Kerngerüst, wenn diese beiden Zellbestandteile künstlich infolge Kontraktionen voneinander getrennt werden, zu folgern, daß die Membran zu dem einen oder anderen System „gehöre". Ich halte es für ganz überflüssig, die diesbezüglichen Beobachtungen aufzuführen.

---

4. Der Ruhekern als Componente des lebendigen Zellganzen.

a. Die Frage des Stoffaustausches zwischen Zellkern und Cytoplasma.

Inhalt: Allgemeine Wechselbeziehungen zwischen Kern und Cytoplasma. Kernplasmarelation. Abweichende Fälle mit eigenartigen Massenverhältnissen zwischen Kern und Cytoplasma. Der „Energiden"-Begriff. „Dynamische" oder „stoffliche" Einwirkung des Kerns auf die Zelle. Der Kern als Produzent von Fermenten, speziell der Oxydasen. Kernveränderungen in „lebhaft funktionierenden Zellen" bei Insektivorie, Mykorrhizen, Parasiten, Gallen, ferner infolge besonderer Temperatur oder Milieu-Einwirkung auf die Zellfunktion und bei Sekretion infolge „innerer" Reize, wie in Tapetenzellen und Periplasmodien, Endothel, Embryosuspensoren, Endospermhaustorien (inkl. der „Basalapparate"), Antipoden usw. Die Kerne im Regenerationsgewebe. Besondere Fälle von hypertrophierenden Nuclei. „Chromatin-Emission". Diffusion gelöster Stoffe überhaupt aus dem Kern ins Cytoplasma. Ihre ökologische Bedeutung als „Anlockungsmittel" für andere Teile der Zelle. „Karyostrophe" der Plastiden. Kernlose Zellen und ihr Stoffwechsel. Isolierte Kerne.

Bisher haben wir den Zellkern unabhängig von den anderen Bestandteilen der „lebendigen Masse" behandelt, wir haben seine chemischen und morphologischen Besonderheiten untersucht, aber doch höchstens beiläufig die Frage gestreift, ob nicht zwischen Substanz und Struktur des Kerns und der benachbarten des Cytoplasma, der Plastiden, der Zellwand usw. Wechselwirkungen vorhanden sind. Die ältere Karyologie hat zweifellos darin gesündigt, daß sie den Kern meist zu sehr gesondert betrachtete. Von physiologischer Seite wird neuerdings zuweilen (RŮŽIČKA 1906b) das entgegengesetzte Extrem betont und bei dem so postulierten „Metabolismus" der Kern womöglich ganz seiner Individualität entkleidet. Eins ist so wenig gerechtfertigt wie das andere. Nüchtern betrachtet, sehen wir sowohl im lebenden wie im fixierten Zustande einen gut abgegrenzten Körper, der sich bei den zahlreichen Leistungen der Zelle „beteiligt" und insofern befähigt sein muß, physikalisch und chemisch auf sein Nachbargebiet zu wirken. Denn wir beobachten charakteristische Veränderungen des Nucleus in

charakteristischen Zellen, wir sehen, wie gleichzeitig mit besonderen Leistungen des Wachstums, der Stoffabsonderung usw. der Kern bestimmte Wanderungen in der Zelle zeigt, die ihn in eine besondere Lage führen, und wir vermögen es, durch Veränderung der Außenbedingungen auch hier auf die Morphe des Kerns einzuwirken. Selbstverständlich gehört viel Kritik dazu, um nicht aus einem gelegentlichen bedeutungslosen Nebeneinander auf kausale gegenseitige Bedingtheit zu

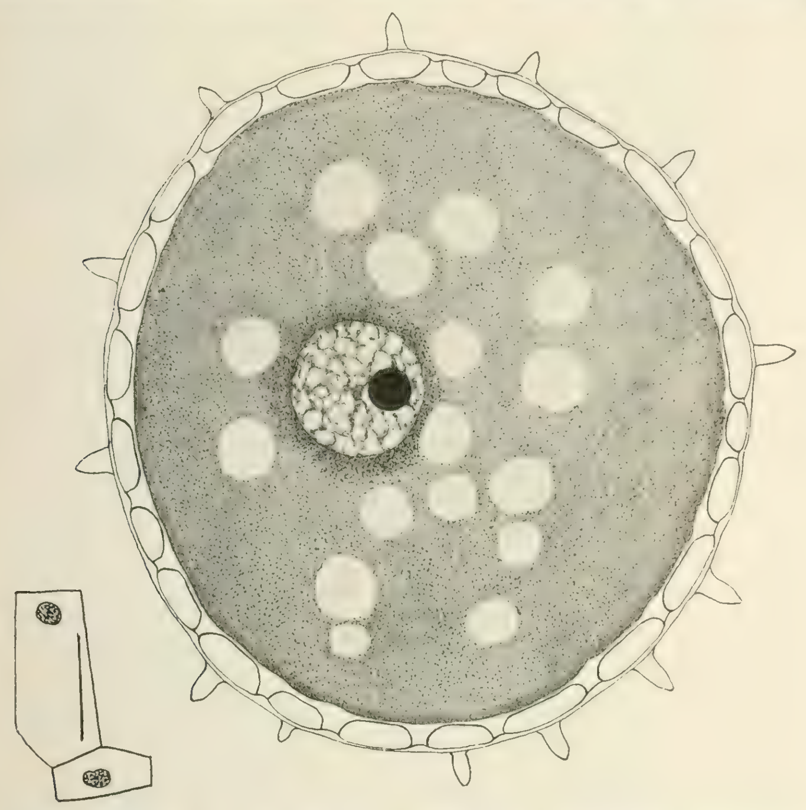


Fig. 54. *Malva crispa.* Ein Pollenkorn mit seinem großen Kern, daneben links zwei Zellen aus der Antherenwand derselben Pflanze bei gleicher Vergrößerung. (Nach NĚMEC.)

schließen. Und so ist denn wohl sicherlich von manchem allzu sanguinischen Forscher hier vielfach allerlei „gedeutet“ worden, was sich später nicht hat halten lassen. Immerhin sieht man doch schon gewisse recht interessante Grundtatsachen, die uns die Art der „Beherrschung“ zeigen, welche vom Kern auf das Cytoplasma ausgeht und die uns die etwaigen Rückwirkungen des Cytoplasma auf den Kern davon deutlich scheiden lassen.

Bereits bei der rein morphologischen Betrachtung des Kerns haben wir eine Reihe von Anzeichen gewonnen, die wir für Wechselbeziehungen zwischen Kern und Cytoplasma in Anspruch nehmen dürfen. Wir erinnern uns z. B., daß die Größe des Kerns in den Zellen der

verschiedenen Gewebe eine verschiedene sein konnte. Und das kann uns jetzt zu dem Versuch führen, die Kernmasse zu der des Cytoplasma in mathematische Beziehungen zu setzen, um so ein möglichst objektives Maß in der Hand zu haben. STRASBURGER (1893b) sah schon vor langer Zeit, daß z. B. die Größe embryonaler Zellen annähernd das 1½fache der Größe der in ihnen enthaltenen Kerne beträgt. Aber erst R. HERTWIG (1903a, S. 56) hat durch die Aufstellung des Begriffes der „Kernplasmarelation" eine eingehendere Vergleichung ermöglicht. In seiner Zusammenfassung (1908) betont er, daß „das Massenverhältnis von Kern zu Protoplasma, der Quotient $\frac{k}{p}$, d. h. Masse der Kernsubstanz dividiert durch Masse des Protoplasma, ein gesetzmäßig regulierter Faktor ist, dessen Größe für alle vom Kerne beeinflußten Lebensvorgänge der Zelle, für Assimilation und organisierende Tätigkeit, für Wachstum und Teilung, von fundamentaler Bedeutung ist". In verschiedenen Phasen des Zelllebens, wie in verschiedenen Geweben ist $\frac{k}{p}$ eine recht verschiedene Größe, wie z. B. die vergleichenden Messungen von FRL. KLIENEBERGER (1917) nachdrücklich erkennen lassen. Und durch Veränderung der Außenbedingungen ist genannter Quotient wieder bestimmten Abänderungen unterworfen (s. z. B. R. HERTWIG 1903a b, vgl. auch oben S. 37). Daneben haben wir zahllose unerklärte innere Bedingungen anzunehmen, die ihn in seiner Größe modifizieren (s. u. a. NĚMEC 1910a, S. 401 ff.) Man vergleiche in Figur 54 den Kern im Pollenkorn von *Malva crispa* und daneben in den Zellen der Antherenwand bei der gleichen Pflanze. Ja schon in Schwesterzellen kann die Kernplasmarelation dadurch sehr verschieden ausfallen.

Die Messungen, die zu exakten Zahlen führen sollen, sind nicht leicht und das hier vorliegende Material auch oft nicht einwandfrei gewonnen. Frl. ERDMANN (1912, S. 482) hat wohl recht, wenn sie betont, daß gleich die Kernvolumina zu ungenau angegeben werden. Bei kugeligen Nucleis werden wir noch am richtigsten messen, da auch der Durchmesser, der senkrecht zu der gerade beobachteten „optischen Ebene" liegt, gleich den andern gesetzt werden kann. Auch bei ellipsoidischen Kernen mag das Messen noch allenfalls hingehen. Desto schwieriger wird es aber bei amöboid veränderten oder all den anderen absonderlichen Formen, die wir auf einfache stereometrische Gebilde nicht zurückführen können. Da hilft oft nur ein Einteilen des Kerns in Sonderabschnitte und Berechnung des Volums von jedem einzelnen weiter. Dann aber muß man hier auch die Kernmessungen sehr häufen, um Zufälligkeiten auszuschließen, also auch auf die Variationsbreite achten.

Ganz schlimm wird's nun, wenn wir zur Messung des Cytoplasma-Volums übergehen. In meristematischen Geweben sind die Zellen wieder am leichtesten zu messen, da sie Parallelepipeda darstellen, die ganz plasmaerfüllt sind und von denen man nur die Kernvolumina abzuziehen braucht. Aber bei all den Dauergeweben finden wir Vakuolen in wechselnder Zahl und Menge, die nur von Zellsaft erfüllt und deren Volumina von vornherein von dem Zellvolum zu subtrahieren sind. Wir finden aber auch im Cytoplasma selbst zahlreiche ergastische Einschlüsse, wie Stärke, Fett, Reserveeiweiß usw. Ein Musterbeispiel,

wie wir auch bei solchen Zellen zu vergleichbaren Zahlen für die Kernplasmarelation gelangen können, gab A. MEYER (1917b), der hier die Palisadenzellen der Blätter von *Tropaeolum maius* studierte.

Die Durchmesser von 20 Kernen wären $d_{\prime} = 8{,}1\ \mu$, $d_{\prime\prime} = 4{,}6\ \mu$, $d_{\prime\prime\prime} = 2{,}8\ \mu$. Als durchschnittliches Kernvolum ergab sich nach der Formel $V = \frac{4}{3}\pi \frac{d_{\prime}}{2} \cdot \frac{d_{\prime\prime}}{2} \cdot \frac{d_{\prime\prime\prime}}{2} = 54{,}3$ cbμ. Davon mußte noch das Volum der Nucleolarsubstanz abgezogen werden, da es sich hier ja, wie wir oben ausführten (S. 85 ff.), um rein ergastisches Material handelt. Als Durchschnitt des Gesamtvolums der Nucleolen eines Kerns ergab sich 2,6 cbμ. Mithin erhalten wir für das „reine" Karyoplasma, d. h. Karyotin und Karyolymphe, ein Volum von 52,3 cbμ. Die Gesamtmenge der Chloroplasten wurde ebenso sorgfältig auf 493 cbμ, das des Cytoplasma auf 244 cbμ bestimmt. Daraus berechnete A. MEYER $\frac{k}{p} = \frac{1}{4{,}7}$ (resp. k einschließlich der Nucleolen genommen) $\frac{k}{p} = \frac{1}{4{,}5}$. Und die Volumverhältnisse zwischen „reiner Kernsubstanz", Cytoplasma und Chloroplasten-Substanz waren wie 1 : 4,7 : 9,4.

Mit dem Alter der Zellen änderten sich die Verhältniszahlen. So waren die gleichen Relationen in einem alten gelbgewordenen Blatt für homologe Zellen 1 : 2,8 : 5,9. Das heißt aber, die Kernmasse hatte relativ stark zugenommen. Im einzelnen ersehen wir die Veränderungen aus folgender Tabelle:

	dunkelgrünes Blatt	gelbes Blatt	Ab- oder Zunahme
Volumen der reinen Kernsubstanz	53,3 cbμ	32,3 cbμ	— 38%
Volumen der Gesamtchloroplasten-Substanz . . .	493,0 cbμ	191,0 cbμ	— 61%
Volum des Cytoplasma .	244,0 cbμ	90,0 cbμ	— 63%
Volum der Nucleolen . .	2,0 cbμ	2,1 cbμ	0%
Gesamtvolum des „Assimilationssekrets" . . .	14,4 cbμ	63,4 cbμ	+ 343%

Derartige sorgfältige Untersuchungen liegen sonst für die Pflanzenzelle noch keine vor. Sie werden aber erst in größerem Maßstabe ausgeführt werden müssen, wenn wir exakte Zahlen über die Veränderungen innerhalb einer Zelle erhalten wollen, die uns über den subjektiven Eindruck hinausführen, den wir bei reiner Betrachtung des mikroskopischen Bildes erhalten. Und selbst diese Zahlen sind im höchsten Sinne noch ziemlich weit von wirklich genau vergleichbaren entfernt, da sie nicht berücksichtigen, ob Strukturveränderungen innerhalb des Karyo- oder Cytoplasma stattgefunden haben. Schon eine Zu- oder Abnahme des Wassergehalts müßte auch bei gleichem Volum irrige Vergleichszahlen ergeben (s. z. B. KOEHLER 1912 für tierische Objekte). Ein relatives Gleichbleiben zwischen Kern- und Cytoplasmamengen auch trotz verschiedener Zellgröße hatte zum Begriff der Kernplasmarelation geführt. Und wir kennen für höhere wie für niedere Pflanzen Beispiele hierfür. Um auch für letztere noch auf ein Beispiel zu verweisen, seien die Beobachtungen GUILLIERMONDS (1909c) für *Endomyces fibuliger* zitiert: „Le volume du noyau est très variable et paraît toujours en rapport

avec la dimension des cellules qui le renferment. Dans les articles très minces, le noyau est toujours petit et d'apparence souvent homogène; dans les articles plus gros, notamment dans ceux qui donnent naissance à des formes oidiennes, il est volumineux et montre nettement sa structure.“ Und ebenso steht bei *Saccharomyces capsularis* der Kerndurchmesser immer in ungefähr gleicher Proportion zu dem der Zelle.

Aber Fälle von solch „idealer Strenge“ sind doch wohl mehr Ausnahmen, da wir ja schon hörten, wie Alter, Grad der Differenzierung der Zelle usw. den Faktor $\frac{k}{p}$ verschieben können und auch die Variationsbreite eine beträchtliche sein kann (vgl. die Messungen für homologe Zellen der Wurzelspitzen von *Citrus grandis*, bei denen $\frac{k}{p}$ zwischen $\frac{1}{2,9}$ und $\frac{1}{10}$ lag! ENSIGN 1919). Und dabei braucht uns eine Größenzu- oder -abnahme der Kernsubstanz von der erwarteten durchaus nicht immer „verständlich“ zu sein. Warum waren z. B. die Kernplasmarelationen in gewissen Cambiuminitialen bei *Pinus Strobus* in einem 1jährigen Stamm wie 1 : 60, bei einem von 60 Jahren dagegen wie 1 : 286? (BAILEY 1920b). Warum haben ferner die engen „Haare“ bei *Cutleria multifida* (YAMANOUCHI 1912, S. 448) so viel größere Kerne als die viel größeren Nachbarzellen des „Parenchyms“? Und warum entwickeln sich in „pathologischen“ Fällen[1]) plötzlich „Riesenzellen“ mit gänzlich veränderter Kernplasmarelation? Ich sehe dabei hier noch ganz von den evtl. möglichen Zell- oder Kernverschmelzungen ab, die wir erst später (Kap. 8, 9b) zu betrachten haben. Aber ich denke an solche experimentell erzeugte Gebilde, wie sie G. KLEBS (1896, S. 516), G. RITTER (1907, S. 259) usw. für Pilze einfach dadurch erhielten, daß sie dem Nährmedium bestimmte organische Säuren zusetzten[2]). Es wäre von Interesse, hier über die Veränderung der Kernplasmarelation irgendwelche exakten Daten zu bekommen. Aber gerade die „pathologischen“ Zellformen zeigen uns auch, daß gewisse Grenzen zwischen den Mengenverhältnissen von Kern und Cytoplasma nicht überschritten werden dürfen, ohne das Leben der Zelle zu gefährden. Wo ein auffallend großer Überschuß von Karyoplasma vorhanden ist, da wird das Wachstum der Gewebe bald sistiert sein, auch wenn sie „meristematischen“ Charakter tragen. Ein besonders schönes Beispiel lernte ich (TISCHLER 1912, S. 35) in den „haarähnlichen“ Nucellarsprossungen

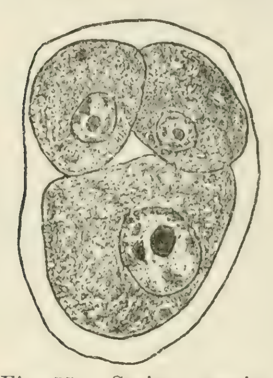
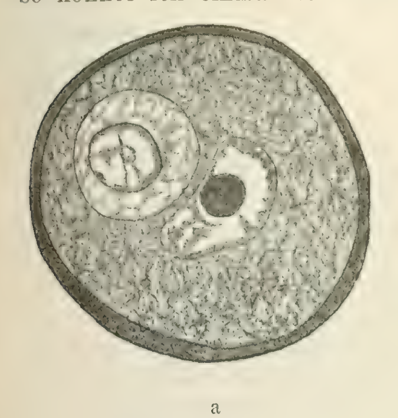


Fig. 55. *Syringa persica.* Drei ungleichgroße Zellen einer Pollentetrade mit ähnlicher Kernplasmarelation. Vergr. 1720. (Nach TISCHLER.)

[1]) Man vergleiche überhaupt die diesbezüglichen Daten, die KÜSTER (1916) in seiner „Pathologischen Pflanzenanatomie“ für veränderte Kernplasmarelationen zusammengestellt hat (z. B. S. 60, 258, 381 usw.).

[2]) Vgl. auch die interessanten Angaben von Mlle BENSAUDE (1918, S. 89), die für *Tricholoma nudum* eigenartige „Buckel“ an gewissen Hyphen beschreibt. Die Zellen werden hier sehr plasmareich und die Kerne zeigen Hypertrophie und Hyperchromasie. Schließlich zerfallen sie unter „Fragmentation“.

kennen, die in die Höhlung des Embryosacks bei gewissen Varietäten von *Ananassa sativa* hineinwachsen. Die Endzelle dieser fadenförmigen Bildungen schwillt hier öfters eigentümlich an und wird mehrkernig; so konnte ich einmal 16 Nuclei anstatt eines zählen. Mit diesem Kernüberschuß steht die charakteristische Plasmaleere in merkwürdigem Kontrast. Aber die Zellfäden entwickeln sich auch nicht zu „Adventivembryonen“ weiter wie bei anderen Spezies, sondern sie hören bald mit ihrem Wachstum auf. Das Unvermögen embryonaler Zellen, eine annähernd normale Kernplasmarelation herzustellen, muß auf eine Schwächung des Kerns oder des Cytoplasmas oder von beiden zurückgeführt werden. Instruktive Beispiele haben wir hier von der Pollenentwicklung hybrider Pflanzen. Im einzelnen wechselt das sehr. So wird



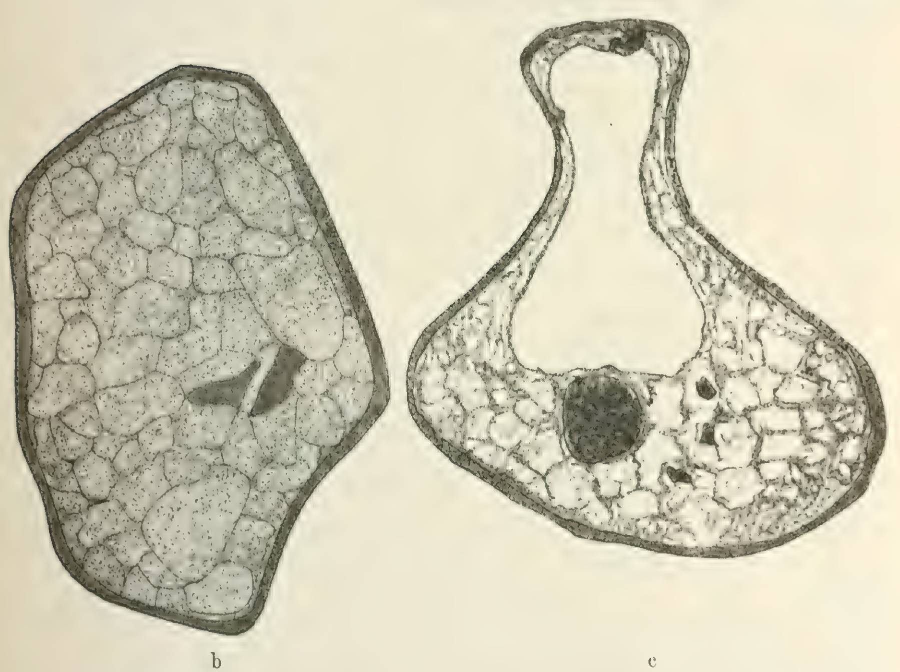


Fig. 56. *Potentilla verna* × *rubens*. a normales Pollenkorn; b und c monströs veränderte mit ganz abnorm gewordener Kernplasmarelation. Vergr. 1720. (Nach TISCHLER.)

trotz offenbar sehr verschiedener Kerngröße doch noch annähernd die gleiche Correlation bei Gartenbastarden von *Fuchsia* (BEER 1907), bei *Syringa chinensis* oder *persica* (TISCHLER 1908, s. Fig. 55), sowie bei *Musa* (TISCHLER 1910, S. 637) festgehalten, während bei dem Bastard *Bryonia alba* × *dioica* höchstens Ansätze dazu gemacht werden (TISCHLER 1906b).

Während vielfach „zu viel“ Kernsubstanz für das Cytoplasma vorhanden ist, kennen wir aber auch Fälle, bei denen das Umgekehrte sich einfindet, wie bei der Fuchsia-Rasse „*Marinka*“ (TÄCKHOLM 1915, S. 337) und bei der von DUDGEON (1918) studierten Rasse von *Rumex crispus*. Schon durch veränderte Außenfaktoren, wie z. B. nach Lichtentzug, läßt sich für eine Anzahl von Pollenkörnern eine monströse Veränderung mit gänzlich anderer Kernplasmarelation erzielen, so für *Potentilla* (TISCHLER 1908c, s. Fig. 56) und für *Primula* (TISCHLER 1918b). Nach Behandlung mit kalten Wasserstrahlen konnte ferner SHATTUCK (1910) die Mikrosporen von *Marsilia* zu den verschiedensten Größen und Formen bringen. Vielleicht liegen ähnliche Ursachen auch den ausnahmsweise beobachteten hypertrophierten Pollenkörnern zugrunde, die E. OVERTON (1891, S. 6) für *Lilium Martagon* und PALM (1920) für *Palisota Barteri* angeben. Ja von höchstem Interesse ist es, und das darf vielleicht auch einmal zum Verständnis der morphologischen Differenzen zwischen normalen Mikro- und Makrosporen führen, daß SHATTUCK (1910) unter Umständen die Mikrosporen von *Marsilia* ganz makrosporenähnlich werden sah. Gelegentlich kann das auch spontan vorkommen; R. W. SMITH (1900) für *Isoetes Engelmanni*, K. ROSENVINGE (1916) für *Isoetes echinospora*. NĚMEC (1898d) für *Hyacinthus orientalis* haben solches aufgefunden. Und wir wissen, daß die Kern- und Cytoplasmamengen dabei beträchtlich andere werden. Wir sind aber hier vorläufig gezwungen, die veränderte Kernplasmarelation einfach ebenso hinzunehmen, wie wir das bei den ♀ und ♂ Sexualzellen tun, wo wir sie wenigstens ökologisch zu verstehen glauben, und wie wir das bei dem Vergleich des Archespors mit den benachbarten vegetativen Zellen bei jeder höheren Pflanze sehen. LUBIMENKO und MAIGE (1907) berechneten z. B. bei *Nymphaea alba* $\frac{k}{p} = \frac{1}{6,2}$ für das ♂ Archespor (zur Zeit der „Prosynapsis“), dagegen $\frac{1}{16}$ für dessen Nachbarzellen. Und für *Nuphar luteum* fanden sich als gleiche Zahlen $\frac{1}{5,3}$ resp. $\frac{1}{17}$.

Manche Angaben aus der Literatur über angebliche Abhängigkeit der Kernplasmarelation von bestimmten Faktoren sind wohl noch nicht gesichert. Dahin gehören nach KUTTNERS (1919) scharfer Kritik die Angaben, welche O. HARTMANN (1914) für *Ceratium hirundinella* und *cornutum* macht, für die die Temperatur des Wassers großen Einfluß haben sollte. Sorgfältiger fundiert sind dagegen die Angaben des gleichen Autors (O. HARTMANN 1919b) über eine Verschiebung der Kernplasmarelation (oder wir er sich ausdrückt: der Kernzellreaktion) infolge wechselnder Temperatur bei den Wurzelspitzen einiger höheren Pflanzen. Folgende Beispiele (S. 107) seien angeführt (vgl. auch oben S. 37):

Eigenartig sind unter Umständen auch die „Gewaltmittel“, mit denen unter Opferung eines Teils der lebendigen Substanz eine Kernplasmarelation hergestellt wird, bei der die Zelle weiterhin am Leben bleiben kann. Das Sonderbarste ist wohl eine Angabe V. PROWAZEKS (1905) über eine Zelle, die durch Infektion von *Plasmodiophora Brassicae* stark beeinflußt war. In dem hypertrophierten Nucleus vermochte sich hier ein Teil abzusondern, der „innerhalb des Kerns einen kleinen, fast normalen Kern“ bildete.

Zea Mays Große Gefäßzellen im Plerom		*Pisum sativum* Dermatogen		*Phaseolus coccineus* Plerom	
Temp. °C	$\frac{k}{p}$	Temp. °C	$\frac{k}{p}$	Temp. °C	$\frac{k}{p}$
11,5	0,0807	8,5	0,0914	8,5	0,0587
18,0	0,0764	11,5	0,0924	18,0	0,0668
26,0	0,0648	18,0	0,0687	26,0	0,0474
31,0	0,0505	26,0	0,0621	31,0	0,0626
35,5	0,0579	31,0	0,0580	37,0	0,0501
37,0	0,0614	37,0	0,0731	41,0	0,0378
41,0	0,0417			42,0	0,0232
42,0	0,0585				

Wir sagten oben (S. 101), daß ein Kern einen bestimmten Plasmateil der Zelle „beherrsche". Ist nur ein einziger Nucleus vorhanden, so fallen die Grenzen seiner Herrschaft von selbst mit denen der Zelle zusammen. Wir haben aber auch mehrkernige Zellen (vgl. Kap. 4e), in denen demnach eine Konkurrenz von benachbarten Kernen eintreten könnte. Sachs (1892) schuf sogar einen besonderen Ausdruck für die Wirkungssphäre je eines Kerns; er nannte sie eine „Energide". Dabei müßte „ein Kern und das ihn umgebende Protoplasma als ein Ganzes zu denken sein, und dieses Ganze ist eine organische Einheit, sowohl in morphologischem wie in physiologischem Sinne". Es soll sich hier (Sachs 1895, S. 425) um sogenannte „Flächenkräfte" handeln, die nur auf sehr geringe Entfernung hin wirken, „deren Ausgibigkeit aber durch die Vergrößerung der Fläche bei gegebener Masse wächst".

Im allgemeinen hat man darauf verzichtet, den von Sachs geprägten Begriff zu verwerten. Von namhaften Forschern der Gegenwart wendet ihn, soweit ich sehe, nur noch Goebel (1898—1901, S. 18, 1913, S. 42) an. Ganz abgesehen von der objektiven Unmöglichkeit, die Grenzen der „Energide" genau festzulegen (Pirotta 1899)[1]), war von verschiedenen Seiten darauf hingewiesen (s. neuerdings vor allem Haberlandt 1918a, S. 60, von älteren Autoren s. auch Zimmermann 1893/94, A. Hansen 1897, Noll 1903 usw.), daß das jeweils „beherrschte" Plasma nicht immer dasselbe bleibe, so sicherlich nicht in den Fällen, in denen Strömungserscheinungen im Cytoplasma zu beobachten sind oder die Kerne aktiv wandern. Goebel meint dazu, daß doch auch „Roß und Reiter in einem Kavallerieregiment eine Einheit" bilden, „auch wenn die Pferde gewechselt werden". Dieser Einwand wäre dann ganz gerechtfertigt, wenn einseitig ein Kern das „Bestimmende" ist, wie der Reiter das wenigstens sein soll. Also wenn wir, ich möchte fast mit A. Hansen (1898) sagen: im „schematischen Sinne" das Wort Beherrschung seitens eines Kerns auffassen, dann hätten Sachs und Goebel zweifellos recht. Wie aber wird es dann sein, wenn ein gegebener Cytoplasmabezirk von mehr als einem Nucleus beeinflußt ist und die Wirkungen, die von zwei oder mehreren Nachbarkernen ausgehen, so aufeinander treffen, daß eine resultierende erreicht wird?

[1]) Nur selten sind im Cytoplasma die einzelnen Territorien so abgegrenzt, daß jedes „limité par un contour granuleux" ist, wie z. B. in den jungen mehrkernigen Embryosäcken von *Tulipa* (Guignard 1900a), die nicht mehr in Zellen aufgeteilt werden.

(Pfeffer 1897, S. 51). Dann kann man doch nur den ganzen vielkernigen Protoplasten als eine Einheit fassen. A. Meyer (1920, S. 546) möchte dies Dilemma so lösen, daß er alle Fälle, in denen die Kerne keine ganz feste Lage im Gesamtcytoplasma haben, von der Sachsschen Definition ausnimmt. Aber das ist doch nur eine Verlegenheitsaushilfe, denn die feste Lage wäre zwar wohl eine meist realisierte Vorbedingung für die Ausübung der „Herrschaft", aber sie ist sicherlich nicht organisch damit verknüpft, und andererseits kann von ihr recht wenig zu merken sein, auch wenn der Nucleus an einer Stelle bleibt. A. Hansen (1898) wies da z. B. auf die Pollenschläuche mancher Pflanzen hin, die oft mehrere nebeneinanderliegende Kerne haben (s. die mancher Gymnospermen: Podocarpineen, Araucarieen vgl. Kap. 4e), die aber wohl alle gleich „inaktiv" sind. Und wenn einzelne dieser Nuclei aufgelöst werden, ist dann nur noch ein Teil des Cytoplasmas beherrscht? oder erweitern dann die anderen ihre Herrschaft?

Ich möchte mit den Bekämpfern des Energiden-Begriffes sagen, es erwachsen uns im allgemeinen keine besonderen Vorteile, wenn wir den Sachsschen Terminus einführen. Darum liegt es mir doch selbstverständlich ganz fern zu leugnen, daß in vielen Fällen schon jetzt sicherlich angenommen werden darf, daß gewissermassen eine „Einteilung" der Protoplasten in so viele physiologische Bezirke vorhanden sein kann, als Kerne da sind. Das kann man aus den Erscheinungen, die uns bei der „cleavage" (Kap. 4d) beschäftigen werden, sehen, wo es sich um Bildung von geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Vermehrungszellen handelt. Das werden wir aber auch überall da erschließen dürfen, wo wir von einem ganz regelmäßigen Abstand der Kerne untereinander hören (Kap. 4d, 4e). Und das werden wir endlich in solchen Fällen annehmen müssen, in denen, um ein verlorengegangenes „Wohlverhalten" des Protoplasten herzustellen, eine Neuverteilung der Kerne vorgenommen wird. Kürzlich hat uns hier Jahn (1919, S. 31) mit einem diesbezüglichen sehr interessanten Beispiel bekannt gemacht, aus dem hervorgeht, daß eine solche „Verjüngung" unabhängig von allen Fortpflanzungsprozessen möglich ist. Alternde Myxomycetenplasmodien (z. B. von *Badhamia utricularis*), die zur Sklerotiumbildung übergehen, nehmen vorher nämlich eine ganz regelmäßige Verteilung ihrer Nuclei vor. Es bilden sich so zunächst eine Anzahl „Plasmaklumpen", deren jeder zu einer Cyste wird. „Wenn zuviel Kerne in einen Plasmaklumpen geraten, so werden die überzähligen aufgelöst." Wie wir uns dabei die Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und Cytoplasma denken sollen, die die „Verjüngung" hervorrufen, wissen wir nicht. Bei der Erörterung der Kernfusionen, die mit der Befruchtung verknüpft sind, werden wir dies Problem erneut aufzunehmen haben (Kap. 8). Alle Einzelheiten bleiben uns aber unbekannt, denn schon Pfeffer (1897, S. 50) sagt, daß wir nicht einmal wüßten, auf welche Distanz hin eine für die Gesamtheit aller Funktionen zureichende Wechselwirkung zwischen Kern und Cytoplasma unterhalten würde. Und ebenso wenig ist man sich stets klar darüber, ob wir die „Beherrschung" des Cytoplasmas als „dynamische" auffassen müssen, etwa (s. Haberlandt 1918a, S. 29) „durch Übertragung gewisser Bewegungszustände" oder als chemische, dadurch daß bestimmte Stoffe von seiten des Kerns ins Cytoplasma ausgeschieden werden. Wahrscheinlich werden, wie

Haberlandt betont, beide Beeinflussungen zur Geltung kommen, aber zumeist wird meiner Meinung nach die letztere Alternative zutreffen (s. schon Verworn 1891, S. 98). Wir werden wenigstens fortgesetzt im Laufe unserer Darstellung sehen, daß wir am besten fahren, wenn wir den Hypothesen von Haberlandt (1887, S. 14), de Vries (1889)[1], Loew (1892, S. 390), Driesch (1894, S. 87/88)[2], Haecker (1912, S. 148, 201) usw. folgen, wonach der Nucleus gewisse Fermente produziert, die ins Cytoplasma abgegeben werden, dieses „differenzieren" und so den Charakter der jeweiligen Zelle bestimmen. Haecker (1912, S. 56) glaubte, in der lebendigen Masse habe sich eine räumliche Trennung zwischen Karyo- und Cytoplasma deshalb als zweckmäßig herausgestellt, weil dadurch der relativ „stabile" Kern der direkten Wirkung der Außeneinflüsse und den „täglichen und stündlichen Zustandsäußerungen des Protoplasmas" entzogen würde und damit leichter imstande sei, seine spezifische molekulare Architektonik und Leistungsfähigkeit zu erhalten. So könnte, wie Vuillemin (1907, S. 50) sich ausdrückt, der Kern „comme la planche de salut dans la tempête des transformations cellulaires" erscheinen[3]). Und so könnte es auch gerechtfertigt sein, überhaupt von einem „Ruhekern" zu sprechen, denn eine wirkliche Ruhe ist natürlich unmöglich (vgl. oben S. 3), solange der Nucleus am Leben ist.

Bisher ist nun eigentlich nur für eine Art von Enzymen ein ernsthafter Beweis dafür versucht worden, daß sie vom Kern gebildet werden, nämlich für die Oxydasen. Schon Crato (1896, S. 528) hatte gemeint, daß man dies in denjenigen Fällen erweisen könne, wo das Cytoplasma bereits abgestorben sei, der widerstandsfähigere Kern aber noch lebe. Aus der — vom Standpunkt des Zellganzen — „postmortalen" Kohlensäure-Anreicherung sollte dann auf eine Sauerstoffproduktion des allein noch am Leben befindlichen Nucleus geschlossen werden. Aber erst Loeb (1899, 1906) hat die Hypothese vom Kern als „Oxydationszentrum" für weitere Biologen-Kreise diskutabel gemacht. Er suchte nämlich durch Verwendung von Indikatoren nachzuweisen,

[1]) de Vries nannte seine ins Cytoplasma abgegebenen fermentähnlich wirkenden Stoffe im Anschluß an ähnliche Vorstellungen Darwins „Pangene".

[2]) Es ist vielleicht von Interesse, die Ausführungen dieses Autors, der meines Wissens diese Ansicht als erster eingehend zu begründen versuchte, in extenso herzusetzen: „Wir lassen alle Elementarprozesse durch einen auf die Zellkerne ausgeübten Reiz ausgelöst werden; ist es nun mit unseren Anschauungen von der Anwesenheit der Totalität des Kerns in jeder Zelle verträglich, anzunehmen, daß dieser Reiz etwa die Abspaltung eines Stoffes . . . aus dem Kern im Gefolge habe? Wir deuteten bereits . . . an, daß das nicht verträglich miteinander sei. Der Kern muß vielmehr in einer solchen Weise in Aktion gesetzt werden, daß er trotzdem unverändert seine Totalität bewahrt. Wir können uns diesen scheinbaren Widerspruch lösen, wenn wir annehmen, daß die organogenen, den einzelnen Elementarprozeß bestimmenden Stoffe gar nicht unmittelbar aus dem Kern hervorgehen, sondern nur unter seiner Leitung im Protoplasma entstehen. Diese Leitung des Kernes aber sehen wir als eine fermentative Wirkung an. Wir lassen also den Kern ein Gemenge von fermentartigen Stoffen sein" (scil. besser enthalten), „deren jeder einen Elementarprozeß der vorliegenden Ontogenese repräsentiert. Durch einen Auslösungsvorgang wird nun ein bestimmtes dieser Fermente in Aktion gesetzt, und zwar kann das ein bestimmtes spezifisches Ferment sein" . . . Das Plasma muß natürlich die Fähigkeit haben, auf dieses reagieren zu können. „Die Annahme, daß der Kern fermentativ aktiviert werde, ist eine . . . Fiktion, aber auch eine solche, die sich dem Charakter der Hypothese nähert" (vgl. ferner S. 124 ff).

[3]) Vgl. auch die Ausführungen Heidenhains (1907, S. 61), der einen gleichen Standpunkt vertritt.

daß die oxydierende Fähigkeit in verschiedenen Zellarten um den Nucleus herum am stärksten ist. Und auch LILLIE (1902) führte aus, daß „the oxidative activities of the organs must be largely a function of their extent of nuclear surface". Das soll dann auf alle synthetischen Prozesse bezug haben, soweit sie auf Oxydation beruhen. Und in diesem Sinne müßte der Kern für den „oxydativen" Aufbau der lebenden Substanz verantwortlich gemacht werden. Nicht aber dürfte der Nucleus allein auch bei der Atemtätigkeit der Zelle die Hauptrolle spielen und das Cytoplasma womöglich hierfür nur sekundäre Bedeutung haben, wie man zuweilen hören kann. Lernen wir doch durch NATHANSON (1919) und andere, daß es sich hierbei um viel verwickeltere Prozesse handelt, als man ursprünglich dachte, und daß die Oxydasen bestenfalls nur ein notwendiges Glied im ganzen Atemvorgang sind.

Die Produktion von Oxydasen seitens des Kerns ist in den letzten Jahren auch von anderer Seite zu erweisen gesucht worden. Vor allem hat UNNA (1913a, 1914 [hier auch sonstige Literatur]) mit Hilfe von Leukomethylenblau und Rongaliteiweiß klarzulegen gemeint, daß der Kern der bevorzugte „Sauerstoffort" der Zelle sei[1]). Und wo nach Anwendung dieser Reagentien Bläuung auftrete, sollten die Oxydasen produziert werden[2]). Ja die Reaktion sollte noch eintreten, wenn die Kerne selbst nur „pyknotische Reste" darstellten (1913a, S. 591), also bereits in Degeneration begriffen seien. Aber H. SCHNEIDER (1913b, 1914a) macht darauf aufmerksam, daß die Bläuung hier durch Zutritt des Luft-Sauerstoffes allein zustande kommen könnte. Und die genannten Reagentien vermöchten somit weder für noch gegen LOEBS Lehre etwas auszusagen. Damit würde auch ein Beweis für UNNAS (1913b) spezielle Vorstellungen entfallen, daß die Nucleolen die Hauptsauerstoffreservoirs der Kerne sind, die, wie er meint, in ihrem „Globulin" eine Grundlage besitzen, welche den vom übrigen Kerngerüst aktivierten Sauerstoff speichern.

Ob die von W. H. SCHULTZE (1910) schon früher gebrauchten Reagentien: 1% Lösung von α-Naphthol und 1% Lösung von Dimethylparaphenylendiamin, die bei Sauerstoff-Zutritt Indophenolblau ergeben, bessere Indikatoren sind, ist mir noch nicht klar. SCHULTZE betont besonders, daß der Luft-Sauerstoff hier nur ganz allmähliche Blaufärbung erzeuge, während bei Zutritt eines Oxydationsmittels sofort tiefe Bläuung eintrete. Noch besser soll die filtrierte Mischung einer 2% Lösung von Mikrocidin und einer 1% Lösung von Dimethylparaphenylendiaminchlorhydrat sich zum Nachweis von „Sauerstofforten" eignen, da hier eine intensive Grünfärbung eintrete. Botanisch ist diese Methode, soviel mir bekannt ist, bisher nur von OSTERHOUT (1917, 1918) angewendet worden. Denn einige Versuche, die ich mit SCHULTZE zusammen und dann nach seinen Vorschriften auch allein vor einigen Jahren in Braunschweig anstellte, ergaben keine einwandfreien Resultate. OSTERHOUT findet gleichfalls die Methode nicht eindeutig, wenn auch in den unmittelbar betroffenen Zellen die Kerne sich etwas tiefer färbten als

[1]) Daß es sich dabei um ganz besondere Katalysatoren handeln müsse, würde daraus hervorgehen, daß die „Enzymproduktion" bei 2 minutiger Erhitzung bis zu 80° nicht zerstört wurde.

[2]) Vgl. dazu auch KELLER (1918, S. 87 ff. und 172 ff.), der von der Richtigkeit der UNNAschen Beweisführung überzeugt ist.

das Cytoplasma. Dagegen befriedigt das von dem amerikanischen Autor angewandte Verfahren uns durchaus. Denn er arbeitete nicht mit von außen eingeführten Stoffen, sondern mit solchen, die in der Zelle selbst produziert werden. Die Zellen von *Monotropa uniflora* besitzen nämlich ein Chromogen, das bei Sauerstoffzutritt die bekannte Schwarzfärbung hervorruft, die wir beim Pressen und Trocknen der Pflanze wahrnehmen. Bereits schwach geschädigte Zellen haben das Vermögen verloren, die normalen Oxydationsprodukte sofort wieder zu reduzieren. Und wenn dergestalt das sonst nicht zur Beobachtung gelangende Pigment erhalten bleibt, zeigt sich ganz klar, daß der Kern sich zuerst und vorzugsweise dunkel färbt, ganz anders als das Cytoplasma. Folglich muß auch hier die normale Oxydaseproduktion vor sich gehen.

Damit ist die LOEBsche Hypothese einer wirklichen Beweisführung sehr nahe gerückt worden. Aber damit sind auch die Beweise für die Produktion von Enzymen seitens des Kerns erschöpft. Indizien haben wir freilich genugsam. So werden wir aus der Behandlung der „lebhaft funktionierenden Zellen" in Fülle Argumente für einen wesentlichen Anstoß der chemischen Umsetzungen von seiten des Kerns entnehmen können. Einzelne Autoren sprechen das auch schon direkt aus. So führte TORREY (1902, S. 426) bereits vor langen Jahren aus, daß in den Diastase secernierenden Zellen der Gramineen-Endosperme vom Kern zum mindesten ein „Proenzym" gebildet würde, das nach Austritt ins Plasma dann zum „aktiven Ferment" würde. Und so weisen, um auch ein neueres Beispiel anzuführen, EAST und PARK (1918) darauf hin, daß der Pollenschlauchkern für die enzymatische Lösung der Stoffe verantwortlich zu machen sei, die in dem Gewebe magaziniert sind, durch das der Pollenschlauch zur Eizelle hinwächst. Bei Kreuzbefruchtung würde das oft besser als bei Selbstbefruchtung vor sich gehen, da eine gewisse „Artfremdheit" die Katalyse erleichtern könnte. Dafür könnte man auch manche morphologische Daten verwerten, so die von SAWYER (1917) beigebrachten, wonach das Pollenschlauchwachstum von *Iris* von Stunde zu Stunde in immer stärkerem Verhältnis zunehmen konnte. Ist eben die Katalyse erst einmal in Gang gesetzt, so vermag sie dann immer schneller und schneller zu laufen. Solche Erkenntnis, daß der Nucleus eine Art von „Fermentspeicher" darstellt (SCHLÄPFER 1906, S. 126), daß durch die Produktion von Kern-Fermenten das „primum movens" im Zelleben gegeben wird und damit dann auch dynamische Wirkungen erzielt werden, hat sich erst sehr langsam durchgesetzt. Ein so hervorragender Forscher wie STRASBURGER lehnte noch 1884 (a. S. 105) „chemische Beeinflussungen" streng ab. Wenn solche nun wohl in der Gegenwart kaum mehr irgendwo bestritten werden, so sind der von uns angenommenen Lehre über die Art der Beeinflussung des Plasmas durch den Kern doch auch noch andere Gegner erwachsen. R. HERTWIG z. B. (1903b, 1908) verwirft sie, wenn er sagt (S. 18): „Alle bekannt gewordenen Erscheinungen sprechen gegen die Lehre, daß der Kern die Funktion des Plasmas auslöst, indem er Funktionsträger, Pangene, an dasselbe abgibt. Wir werden vielmehr durch die Erfahrung zu der entgegengesetzten Auffassung geführt, daß der Kern dem Protoplasma, um es in aktiven Zustand zu versetzen, Substanzen entzieht." Und das Wachstum des Kerns, das man während der „Kernruhe" beobachtet, wird denn auch von R. HERTWIG „funktionelles" genannt.

Bedeuten diese Worte des Münchener Zoologen nun aber mehr als einen scheinbaren Gegensatz? Ich glaube, nein. Ich meine vielmehr, der Grundfehler R. HERTWIGS war der, daß er glaubte, die gegnerische Auffassung bemühe sich, die von DRIESCH, HAECKER usw. postulierten Fermente durch die Chromatinverteilung auch morphologisch nachweisen zu können. Wenn wir aber annehmen, daß der Kern während seiner „Ruhe" dauernd assimiliert, d. h. also Stoffe aus dem ihn umgebenden Cytoplasma sich einverleibt und dadurch erst zu der Möglichkeit kommt, seine Funktion durch Fermentproduktion auszuüben, haben wir den Widerspruch beseitigt. So nur kann die lebendige Wechselwirkung uns verständlich gemacht werden, im anderen Falle wäre ja das Verhältnis zwischen Kern und Cytoplasma höchst einseitig aufgefaßt. (S. auch die Ausführungen von GODLEWSKI 1909, S. 239, NĚMEC 1910a, S. 395 ff. usw., die sich ganz in derselben Richtung bewegen.)[1]

Was können wir nun von diesen Stoffwechselbeziehungen wirklich im morphologischen Bilde sehen? HEIDENHAIN (1907, S. 211) glaubte, den resignierten Satz aussprechen zu sollen: „Das Auffallendste an der Struktur des Kernes ist, daß sie keine unmittelbare Beziehung zur Funktion erkennen läßt"[2]. Aber darauf hat bereits GURWITSCH (1908, S. 517) sehr energisch geantwortet, daß diese Schlußfolgerung ganz unzulässig sei. Bei kritischem Vergleich der Einzelstadien lassen sich doch manche Indizien für einen Zusammenhang spezifischer Struktur und Kernfunktion verwerten. Als Ausnahme läßt schon HEIDENHAIN (1907, S. 61) mitunter wenigstens die Kerne von secernierenden Zellen eigenartige Strukturveränderungen aufweisen. Und in der Tat. für tierische (s. BRÜEL 1915) wie für pflanzliche Kerne haben wir hier seit langem eine Fülle von Bildern, die in „Oberflächenvergrößerung und Chromatinzunahme" gipfeln, zwei Merkmalen, die man von vornherein geneigt sein wird, als Kriterien für „gesteigerte Aktivität" des Nucleus gelten zu lassen (vgl. auch BUCHNER 1915, S. 7). Wir haben oben wiederholt auf Beispiele aus dem Pflanzenreich hingewiesen (vgl. S. 18ff., 68ff., 76ff., 99), als wir einzelne Besonderheiten wie Kernform, Chromocentrenbildung, Nucleolenvermehrung, Veränderung der Kernmembran, herausgriffen. Jetzt wollen wir die dort zitierten Fälle von „lebhaft funktionierenden Zellen" im Zusammenhang behandeln.

Wir beginnen mit solchen, die auf Einwirkung von Außenfaktoren ihre Funktion erkennen lassen. Für die gefütterten Drüsenkerne der Insektivoren hatten wir gefunden (*Drosera:* L. HUIE 1896, 1897, 1899, ROSENBERG 1899, 1909d; *Pinguicula:* NICOLOSI-RONCATI 1912a; *Nepenthes:* V. FABER 1912b), daß eine beträchtliche Zunahme der chromatischen Substanz innerhalb des Kernes zu beobachten ist, welche fast bis zur Bildung von „Chromosomen" führt. Die Durchlässigkeit der

[1]) KESTNER (1904, S. 223) bemerkte ausdrücklich, daß die Nucleoproteide die gleichen Löslichkeitsverhältnisse wie viele Fermente hätten und man daher häufig beide Klassen von Körpern gemeinsam erhalte. Dieser Befund würde zwar unsere Annahme von der Bedeutung des Kerns für die Fermentproduktion nicht beweisen, aber er könnte doch vielleicht dafür verwertet werden. Ja, wie LOEB (1906, S. 55) hervorhebt, haben einzelne Autoren die Fermente direkt als Nucleoproteide bezeichnen wollen.

[2]) Vgl. auch die Ausführungen KELLERS (1918, S. 12): „Der Kern lebt, wenn nicht gerade generative Vorgänge eintreten, eine Art Leben abseits von dem Zelleib. durch seine geschlossene Membran alle Einflüsse des Leibes abwehrend." Wir stehen auf diametral anderem Standpunkt!

Kernwand scheint sich zu verändern, und die Autoren glauben an stärkeren Stoffaustritt aus dem Kern, umsomehr als die „ergastischen“ Nucleolen zur Zeit der Haupttätigkeit der Drüsen sehr an Masse abnehmen, ja zuweilen fast verschwinden können. Wenn ROSENBERG (1899, S. 95) die Vermutung ausspricht, daß das sich so stark vermehrende Chromatin „vielleicht eine Art Fermentwirkung“ besitze, um „eine energischere und schnellere Umbildungsarbeit“ zu bewirken, so berührt uns dieser Gedanke nach unseren eben vorgetragenen Anschauungen insofern sympathisch, als mit der vermehrten Chromatinproduktion auch die Menge der gebildeten Fermente zunehmen könnte.

Bei den Wurzeln von höheren Pflanzen, die mit gewissen Bodenpilzen in der sogenannten „Mykorrhiza-Symbiose“ leben, ist von allen

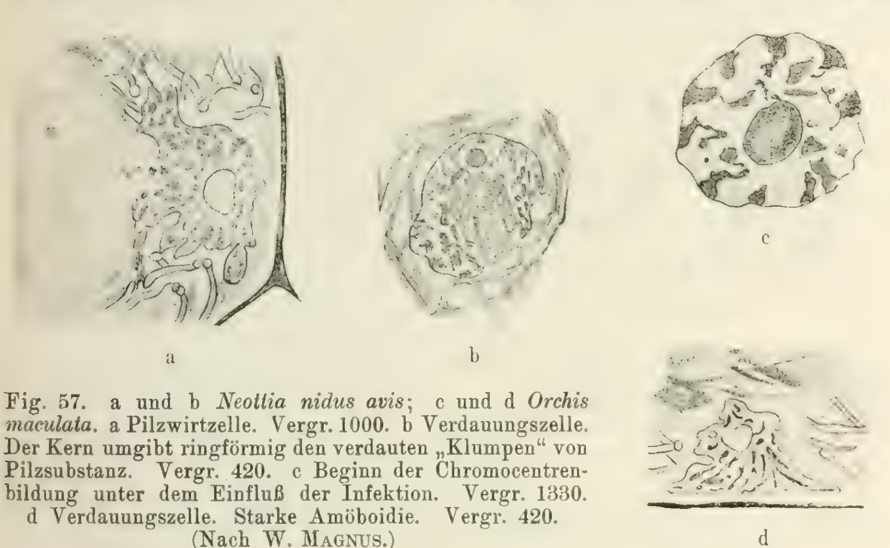


Fig. 57. a und b *Neottia nidus avis*; c und d *Orchis maculata*. a Pilzwirtzelle. Vergr. 1000. b Verdauungszelle. Der Kern umgibt ringförmig den verdauten „Klumpen“ von Pilzsubstanz. Vergr. 420. c Beginn der Chromocentrenbildung unter dem Einfluß der Infektion. Vergr. 1330. d Verdauungszelle. Starke Amöboidie. Vergr. 420. (Nach W. MAGNUS.)

Beobachtern die Möglichkeit einer starken Hypertrophie des Kernes beschrieben worden. Freilich wies W. MAGNUS (1900) für *Neottia nidus avis* (s. Figur 44 und 57) und einige andere Orchideen als erster darauf hin, daß die Wurzelzellen sich gegen das Eindringen des Pilzes verschieden verhalten können. In den einen bekommt der Pilz das Übergewicht, der Zellkern der Wirtspflanze degeneriert und die Zelle dient eigentlich, nachdem sie ihre Nährstoffe langsam an den Eindringling abgegeben hat, nur noch dazu, um den Pilz zu beherbergen („Pilzwirtzelle“). In den anderen aber, die W. MAGNUS als „Verdauungszellen“ bezeichnete, degeneriert der Pilz, denn die Wirtszelle siegt über ihn. Natürlich müssen wir auch hier zuvor eine Art Kampf zwischen den artfremden Plasmen annehmen. Als äußeres Zeichen davon beobachten wir die eben erwähnte starke Hypertrophie des Kerns. Während er zunächst feingranuliert aussieht, ordnet sich sein Chromatin bald in „sternförmiger“ Verteilung an und die ergastischen Eiweißkristalle verschwinden. Nach einiger Zeit färbt sich die Grundsubstanz des Nucleus mit den üblichen Farbstoffen sehr dunkel, was wir auf erhöhte Produktion disperser Substanz zurückführen dürfen. die dabei in äußerst feiner Ver-

teilung auftritt. Bald finden sich überall kleine Chromatinkörnchen ein, und die großen Chromatinballen werden kleiner. Die Kernform pflegt amöboid zu werden, ja in einzelnen seltenen Fällen scheint es bis zur Durchschnürung des Kernes zu kommen. Doch der Nucleus arbeitet sich aus den eingedrungenen Hyphen heraus, und es wird die amöboide Lappung auch nur an der Seite erhalten bleiben, die dem Pilz zugekehrt ist. Dieser wird nun infolge des Ausscheidens irgendwelcher Proteasen verdaut. Wir sehen dabei die Pilzsubstanz zu merkwürdigen „Klumpen" werden, die aus der Hyphendegeneration entstanden sind, ja wir können selbst beobachten (Fig. 57b), wie der Kern sich „ringförmig" um den Klumpen herumlegen kann und dabei eine „völlig unscharfe Begrenzung nach der Klumpenseite hin" erkennen läßt. Das wird wohl wieder auf eine besonders weit getriebene Veränderung der semipermeablen Kernmembran hinweisen. Nach der Vollendung des Klumpens zieht sich der Kern nach außen zurück. (S. 244: „Hatte der sich bildende Klumpen den Kern umfaßt, entsteht an dieser Stelle eine mehr oder weniger tief in den Klumpen hineinragende Ausbuchtung, die aber auch zugleich ermöglicht, genau die Stelle zu bestimmen, an der der Kern vorher gelegen haben muß.") Endlich wandert der Kern zur Zellmembran, rundet sich hier ab und nimmt wieder seine ursprüngliche Struktur an.

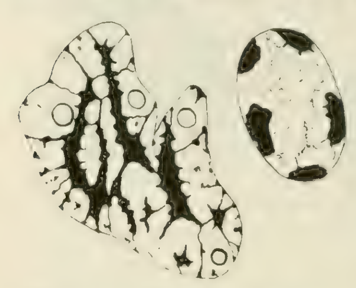


Fig. 58. *Platanthera bifolia.* Eigenartige Chromatinverteilung in den Kernen infolge Reizung durch einen Mykorrhizapilz. (Nach NĚMEC.)

Wir haben die klassische Schilderung von W. MAGNUS so ausführlich wiedergegeben, weil wir hier als an einem Schulbeispiel zahlreiche wechselnde Kernbilder an uns vorbeiziehen lassen und sie mit bestimmten Phasen im Zellenleben in Beziehung setzen konnten. Es sei im nachfolgenden aber noch auf einige andere Fälle hingewiesen.

Ich erwähne da die Studien von CAVARA (1896) für *Vanilla planifolia*, von DANGEARD und ARMAND (1897) sowie JANSE (1897) für verschiedene Species, die untereinander beträchtliche Verschiedenheiten aufweisen[1]), von Miß CLIFFORD (1899) für *Tipularia unifolia*, bei der die Kerne oft die doppelte Normalgröße erreichen, starke Hyperchromasie und Amöboidie zeigen und selbst in 2—3 Stücke zerbrechen können, sowie von CHODAT (1900). Letzterer bringt eine Reihe ziemlich summarischer Angaben, entfernt sich aber trotz seiner Ausdrucksweise vielleicht weniger von unserer Auffassung des Metabolismus, als es zunächst den Anschein hat, wenn er sagt: „Le noyau présente une certaine activité, mais qui dénote bien plutôt un état maladif qu'une fonction ferment normale." Denn um eine Art „Krankheit" handelt es sich wohl stets in der Tat, auch wenn die Wirtszelle in einer Anzahl von Fällen als Sieger hervorgeht.

Nach W. MAGNUS verdanken wir GALLAUD (1905a) eine umfassende Studie über Mykorrhizen, und dabei auch über die an Orchideen-Wurzeln.

[1]) Bei *Phajus* und *Myrmechis* waren nur ganz geringe Unterschiede zwischen infizierten und normalen Zellen zu sehen.

Er wies auf die Differenzen hin, die bei einem echten „Symbiose“-Pilz und einem harmlosen halbsaprophytischen Eindringling bestehen können. In ersterem Fall beschrieb er die Hypertrophie und Hyperchromasie der Kerne sowie die amöboiden Formveränderungen, die bis zur Amitose gehen können: in letzterem dagegen fand sich nur eine leichte Kernvergrößerung sowie eine schwache Einschnürung des Nucleus seitens der ihn umschlingenden Hyphen ein. Der Pilz schien viel mehr die Reservestoffe der Zelle aufzuzehren, als sich in einen Kampf mit dem Kern der Wirtszelle einzulassen.

Im übrigen haben noch N. BERNARD (1909, S. 148ff.), BURGEFF (1909), KUSANO (1909a), NĚMEC (1910a, S. 467), CHODAT (1911) und BOENICKE (1911b) wertvolle Beiträge zum Mykorrhizen-Problem der Orchideen in karyologischer Hinsicht geliefert. BURGEFFS Arbeit verdient davon eine ganz besondere Erwähnung, da sie neben der von N. BERNARD namentlich die Einwirkung der Symbiosepilze auf die Orchideenkeimlinge eingehend in physiologischer und morphologischer Hinsicht untersucht und eine Menge karyologischer Details bringt. Bei *Epidendrum (dichromum?)* nahm der Kern eine Größe bis zu 33 μ an, während er sonst nur 8 μ maß. Und Hand in Hand mit dieser Vergrößerung „geht die Akkumulation des Chromatins, die Vervielfältigung und das Wachsen der Nucleolen“. Nach der Pilzverdauung und der Klumpenbildung wird eine „celluloseähnliche“ Haut um die Pilzreste abgeschieden. Für die Mykorrhiza der erwachsenen Pflanze konstatierte BURGEFF bei *Platanthera chlorantha* in den Pilz-Verdauungszellen wie in den Wirtszellen eine starke Hypertrophie des Kerns nach der Infektion. Die Vergrößerung in letzteren ging von 3—4 auf 6—7 μ, in ersteren, die von Anfang an mit größeren Nucleis ausgestattet waren, von 6—7 auf 12—14 μ. Auch hier nahmen Zahl und Größe der Nucleolen beträchtlich zu. Zunächst lassen sich auch in den Verdauungszellen die Kerne durch die eindringenden Hyphen „noch ganz passiv in absonderliche Form pressen, treten aber alsbald aus ihrer Untätigkeit heraus. Nach der Seite der nächsten Zellwand entwindet sich der Kern unter amöboiden Bewegungen den ihn umschlingenden Hyphen. Sein Chromatin sammelt sich auf der der Zellwand zugekehrten Seite, wobei die vorher scharf begrenzten Komplexe in kleinere weniger bestimmte zerfallen“. Ihre Zahl entspricht nicht der der Chromosomen (vgl. auch NĚMEC 1910a für *Platanthera bifolia* s. Fig. 58). Ist der eingedrungene Pilz zum Klumpen verdaut, so legt sich ähnlich wie bei W. MAGNUS' Objekten der Kern diesen an. „Nach außen scharf begrenzt und von starken Chromatinansammlungen sich dunkel färbend, entsendet er kaum sichtbare, weil kaum färbbare, Fortsätze in den Klumpen hinein, diesen weiter zu zersetzen.“ Ist die Arbeit beendet, nimmt auch der Kern wieder seine vormalige Gestalt an.

Von sonstigen Beschreibungen der Mykorrhiza-Kerne wollen wir in erster Linie der von SHIBATA (1902c) gegebenen Daten gedenken. In den „Knöllchen“ von *Podocarpus* kann der Kern der Wirtszelle zur Zeit des Höhepunktes der Verdauung „wie eine kompakte chromatische Masse“ aussehen, „in welcher einzelne Chromatinkörner und Nucleolen nur mit Schwierigkeit unterschieden werden können“. Auch beobachtete der japanische Forscher wieder die amöboide Gestaltung der Nuclei, die zuweilen gleichfalls bis zur „Fragmentation“ kommen und

trotzdem die Fähigkeit normaler Teilungen nicht verlieren sollten[1]). Gegen das Ende der Verdauung gehen Amöboidie und Hyperchromasie wieder verloren.

Auch bei den Wurzelanschwellungen von *Alnus* (CHODAT 1900, SHIBATA 1902c, S. 664, WOLPERT 1909, ZACH 1909a, SHIBATA und TAHARA 1917) sieht man den Kern der Wirtszelle bedeutend an Größe zunehmen und amöboid werden, ebenso zeigt sich die „Klumpenbildung" neben dem Nucleus. Aber kleinere Differenzen gegenüber den Orchideen und *Podocarpus* fallen doch auf, wie (SHIBATA) die Ausscheidung eigenartiger tropfenartiger Sekretkörperchen, die nach vollendeter Verdauung des fremden Organismus[2]) wieder verschwinden.

ZACH (1910a) schildert in ähnlicher Weise die karyologischen Verhältnisse in den Wurzelknöllchen der Cycadeen, CHODAT (1900), ARZBERGER (1911) sowie SHIBATA und TAHARA (1917) desgleichen für *Elaeagnus*, SHIBATA und TAHARA auch für *Myrica* und *Coriaria*, MIEHE (1918) für *Casuarina*. Bei letzterer Gattung wäre auf die außerordentliche Substanzarmut der Wirtszellkerne aufmerksam zu machen, die, nachdem der eingedrungene „Parasit"[2]) abgestorben ist, ihre Funktionsfähigkeit nahezu eingebüßt zu haben scheinen.

Allein für das Rhizom von *Psilotum triquetrum* wollen wir noch anführen (SHIBATA 1902c), wie hier eine enorme Vergrößerung der Verdauungszellkerne stattfindet: auch die Amöboidie ist sehr ausgeprägt und die Chromatinsubstanz ballt sich zu größeren Flocken und Klumpen. Die Nucleolen vergrößern sich bedeutend, geraten oft in periphere Lage und liegen dann direkt der Kernwand an. Die Verdauung des Pilzes zu Klumpen und die Abrundung des Kernes nach vollbrachter Arbeit ist wieder ganz ähnlich den obigen ausführlicher behandelten Fällen (Fig. 59).

Doch nicht immer brauchen sich unter dem Einfluß des Zusammenlebens mit eingedrungenen „Symbionten" die Wirtszellkerne so auffallend zu verändern. ZACH (1909b) leugnet das z. B. für die „Kurzwurzeln" von *Sempervivum*, BRUCHMANN (1910, S. 237) für die Prothallien von *Lycopodium clavatum* und *annotinum*[3]), CAMPBELL (1911b) für die der Ophioglossaceen, K. MEYER (1909) für *Thismia javanica*[4]), SCHWARTZ (1912) für *Asarum europaeum*. Auch *Paris*, *Convallaria*, *Majanthemum* und *Actaea* scheinen sich nach GALLAUD (1905) so zu verhalten; höchstens dürften sich die Kerne leicht vergrößern. Wenn SCHLICHT (1889, S. 14) für *Paris* den Kern „sehr groß" werden sah, so liegt also hier eine offenbare Übertreibung vor. Scheinbar folgen auch die Prothallien von *Tmesipteris*[5]) diesem Typus (LAWSON 1918), aber schließlich degenerieren die Nuclei hier wohl auch jedesmal[5]).

[1]) SCHÜRHOFF (1919a) hat aber neuerdings nachgewiesen, daß es sich nur um vorübergehende Gestaltsveränderungen handelt und daß wirkliche „Amitose" mit darauffolgender „Mitose" nicht vorhanden ist (vgl. auch Kap. 7).

[2]) SPRATT (1912a, b) und LIESKE (1921, S. 264ff.) zeigten, daß es sich bei diesem Eindringen um Actinomyceten, nicht um echte Pilze handelt, wie man das früher meist annahm.

[3]) Bei *Lyc. Selago* kann der Kern der zuerst infizierten Zelle in seltenen Fällen auch eine auffällige Formveränderung zeigen.

[4]) Es handelt sich, wie A. ERNST und CH. BERNARD (1911) glaubhaft machen, um diese Species, und nicht um *Th. clandestina*, wie K. MEYER angibt. Bei der verwandten *Thismia Aseroë* erfolgt dagegen nach GROOM (1895), bei *Burmannia javanica* nach K. MEYER (1909) die bekannte Kernhypertrophie.

[5]) Ebenso obliterierte der Kern meist in den Prothallien von *Psilotum* (DARNELL-SMITH 1918, S. 88).

Chodat (1900) rechnete schon vor langer Zeit mit diesen beiden verschiedenen Typen, und er wollte den letztbeschriebenen allein als „echte Symbiose“ auffassen. Demgegenüber bezeichnet er die ersteren als Fälle von Parasitismus. Ich möchte von solcher Klassifizierung absehen, da wir überhaupt keine festen Grenzen zwischen beiden Modi des Zusammenlebens aufzeigen können. Denn wir dürfen doch auch nicht vergessen, daß die beobachteten Kernveränderungen des ersten Typus nicht nur darum möglich waren, weil ein Pilz in die Zellen eindringt, sondern auch weil diese mit „spezifischer Reizbarkeit“ begabt sind, sich auf eindringende Fremdkörper hin so zu verändern. Und diese „primäre Lebensäußerung“ kann eben bei den einzelnen Arten different sein. Von großem Interesse ist hierfür eine Beobachtung von Noel Bernard (1909, S. 153), da dieser zeigte, daß eine Neigung zur Polymorphie der Kerne in bestimmten Geweben sogar vorhanden sein kann, wenn es gelingt, das Organ mykorrhizenfrei zu ziehen. „L'hypertrophie des noyaux n'est donc pas nécessairement causée par la présence de champignons endophytes.“ Das klingt paradox. Aber richtig ist doch wohl, daß eine „Prädisposition“ der Kerne zur Hypertrophie vorhanden sein muß.



Fig. 59. *Psilotum triquetrum.* a Kern einer infizierten Zelle mit zwei danebenliegenden Hyphen; b desgl. ohne solche. Die Chromatinansammlung in besonderen Centren ist sehr ausgeprägt. Vergr. 1250. (Nach Shibata.)

Daß auch die Kerne in den Bakteroiden-Gallen der Leguminosen sich je nach den einzelnen Species verschieden verhalten können, hörten wir bereits oben (s. S. 21, 69). Außer den hier erwähnten Daten von Vuillemin (1888) und einer kleineren Mitteilung von Alb. Schneider (1893) für *Phaseolus vulgaris* haben wir wohl zuerst von Paratore (1899, 1901) Angaben über das karyologische Verhalten der Wirtszellen. Dieser Forscher sah bei *Dolichos melanophthalmum* bereits die Kernvergrößerung, die er richtig mit einem „aumento nella sua attività“ in Zusammenhang bringt, ferner das Auftreten von „grossi chromosomi“ im Ruhekern, d. h. also starke Chromocentrenbildung (womit sogar eine Änderung der „Chromatophilie“ verbunden sein konnte) darauf das Amöboidwerden des Nucleus und seine Nucleolarzunahme, endlich selbst die Möglichkeit amitotischer Durchschnürung. Chodat (1900) fand im Gegensatz dazu bei *Ornithopus* keine größeren Veränderungen der Kerne, während Peirce (1902) bei *Medicago denticulata* zwar Hypertrophie und Amöboidie, aber Nucleolenverminderung beschrieb. Etwas später wies dann Štefan (1906) darauf hin, daß der Grad der „Polymorphie“ bei den Wirtszellkernen der verschiedenen Arten wechseln könne. Besonders stark war sie bei *Enterolobium* ausgeprägt; häufig war eine Vermehrung der Nucleolarsubstanz (also wie bei Paratores Objekten) und unter

Umständen selbst Amitose zu beobachten. Und neuerdings hat dann Frl. E. WENDEL (1917) ausführlicher die Vergrößerungen und Lappungen und die zuweilen zutagetretenden Chromocentren der Nuclei geschildert sowie die Zerklüftung, ja Teilung, der Kerne beschrieben, die schließlich resultieren kann. Gerade aus den Untersuchungen dieser Forscherin führten wir ja oben Beispiele an, die uns zeigten, wie different die einzelnen Species sich bezüglich der Amöboidie verhalten können.

Der Grad des „Parasitismus“ in den Fällen von Symbiose, die wir bisher kennen lernten, kann nach den cellularen Phänomenen somit ein recht verschiedener sein. Einen prinzipiellen Unterschied gegenüber allen denen, die wir gewohnt sind, als Schmarotzer *κατ᾽ ἐξοχήν* zu bezeichnen, werden wir nicht erwarten dürfen. Und genau wie schon GROOM (1895) für den Mykorrhizenpilz von *Thismia* und NĚMEC (1899c, 1904) für den bei Lebermoosen beschrieben, daß die in die Wirtszelle eingedrungenen Hyphen sich in die Nähe des Zellkerns als des „centre of certain metabolic changes“ begeben, haben die verschiedensten Forscher dieselbe Erscheinung in den Fällen von unzweifelhaftem Parasitismus für die Haustorien beobachtet.

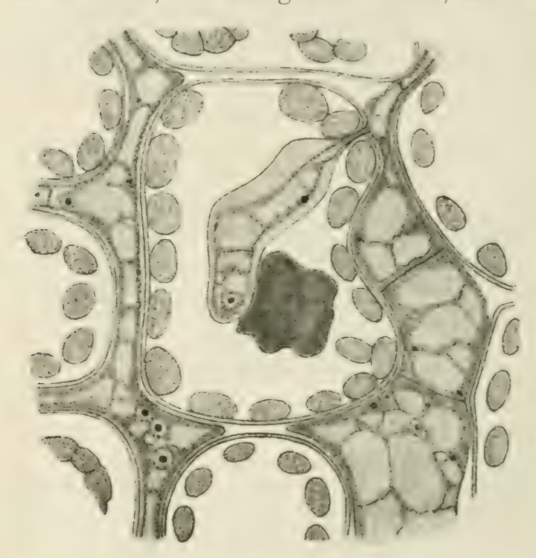


Fig. 60. *Triticum sativum.* Infiziert von *Puccinia glumarum.* Haustorium dem Kern der Wirtszelle dicht anliegend. Dieser ist stark hypertrophiert und amöboid. Vergr. 1700. (Nach ERIKSSON und TISCHLER.)

Wir nennen SAPPIN-TROUFFY (1892, 1896), ROSEN (1893), VUILLEMIN (1894)[1] MOLLIARD (1895), HARPER (1896), DANGEARD und ARMAND (1897), PALLA (1899), W. MAGNUS (1900), ERIKSSON und TISCHLER (1904), v. GUTTENBERG (1905), PETRI (1907), J. B. EVANS (1907), TISCHLER (1911), ROBINSON (1913), vgl. die Figuren 60 und 61. Aber es gibt doch auch Ausnahmen, und z. B. GR. SMITH (1900) für *Erysiphe* sowie HOLDEN und HARPER (1903) für *Coleosporium Sonchi* leugnen die Notwendigkeit solch räumlicher Beziehungen. Auch W. MAGNUS (1900, S. 212) möchte trotz des von ihm in einigen Fällen aufgefundenen Nebeneinanderliegens von Haustorium und Wirtskern keinen direkten Zwang dafür sehen. Wir meinen, daß es sich um chemotropische Wachstumsbewegungen seitens der Haustorien handelt und daß je nach der Stärke der vom Kern „ausgeschiedenen“ Stoffe (vgl. weiter unten) auch der Grad der Hinwendung zum Nucleus bestimmt sein wird. Wie dem auch sei, ob unmittelbares Anschmiegen der Haustorien an den Wirts-

[1]) Dieser Autor weist noch darauf hin, daß die Länge des eindringenden Haustorium je nach dem Ort, an dem es in die Zelle gelangt, variieren kann. Je näher dem Kern es eintritt, desto kürzer bleibt es.

zellkern oder nicht: eine Hypertrophie des letzteren[1]), meist verbunden mit stärkerer Hyperchromasie und oft mit Amöboidie (vgl. oben Fig. 27), läßt sich wohl immer nachweisen. Um extreme Verhältnisse zu schildern, brauchen wir nur an die *Chytridiaceen* zu denken und an die „kanalförmigen“ Aushöhlungen (Fig. 25—26), die wir oben schilderten (s. S. 20 und 21). Der Wirtszellkern ist z. B. bei *Mercurialis* (v. GUTTENBERG 1909, S. 459) auf das 250fache des normalen gewachsen und dabei in seiner „peripheren Partie äußerst substanzarm. Man sieht fast homogene, nur vereinzelte Körnchen tragende Lininfäden die Kernhöhle durchziehen und ein sehr weitmaschiges Netzwerk bilden, das mit seltener Deutlichkeit hervortritt. An den Enden und Grenzen der Kanäle wird das Netzwerk dichter und trägt hier zahlreiche sehr kleine und etwas größere Körnchen“. Mit der Zeit wird der Nucleus immer inhaltsärmer, schließlich schaut er wie ein leerer zusammengefallener Schlauch aus, „in dessen Falten ein bis mehrere Nucleolen, aber auch viele kleinere erythrophile Körnchen zu finden sind“. (Man beachte das Nichtverschwinden der ergastischen Stoffe für den eigenen Bedarf!)

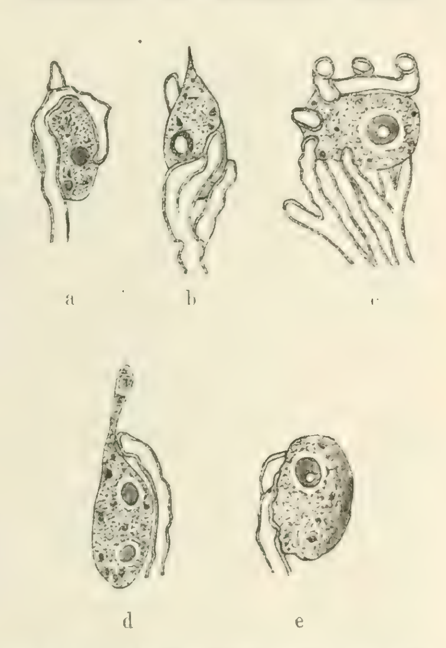


Fig. 61. *Adoxa moschatellina*, infiziert von *Puccinia Adoxae*. Kerne der Wirtspflanze, von den Pilzhyphen umsponnen, aus dem Rindenparenchym. a—d jüngere Stadien; e älteres Stadium. Vergr. 1000. (Nach v. GUTTENBERG.)

Ähnlich, wenn auch vielleicht nicht ganz so ausgeprägt, verhalten sich die Wirtszellen bei Infektion seitens anderer Synchytrien. Vor allem fällt durchweg die geradezu phantastische Kernvergrößerung auf (vgl. z. B. F. L. und A. C. STEVENS 1903, KUSANO 1907a b, 1909b, VON GUTTENBERG 1909, BALLY 1911 usw.) Und ganz das gleiche beschreibt PERCIVAL (1909, S. 422) für *Solanum tuberosum*, infiziert von *Urophlyctis*, oder NĚMEC (1911b) für *Beta*, infiziert von *Sorolpidium*. Der letztgenannte Fall ist darum interessant, weil hier unter dem Einfluß des Parasiten gerade die „individualisierten Chromatinkörper“ nicht mehr zu sehen sind, die sonst bei dieser Wirtspflanze so typisch zu sein pflegen. Wir haben also nicht, wie z. B. bei *Adoxa*, befallen von *Puccinia Adoxae*, eine Steigerung der Chromatinproduktion, sondern eine starke Verringerung. Es ist möglich, daß dieses Verschwinden der Chromocentren mit dem so starken Kernwachstum kausal zusammenhängt.

[1]) Diese kann aber je nach der Species sehr wechseln. Bei *Endophyllum Valerianae tuberosae* auf *Valeriana* (MAIRE 1900c) war sie überhaupt nicht wahrzunehmen. Bei *Uromyces Pisi* auf *Euphorbia* (TISCHLER 1911) hielt sie sich in mäßigen Grenzen, bei *Aecidium leucospermum* auf *Anemone* (v. GUTTENBERG 1905) war sie dagegen sehr ausgesprochen (vgl. auch die neueren Angaben von REYNOLDS 1912).

Gleich die Zellen des *Triglochin maritimus*, infiziert von der Plasmodiophoracee *Molliardia Triglochinis*, haben nach MAIRE und TISON (1911a, S. 236) wieder ein ganz anderes Aussehen. Hier ist offenbar, verglichen mit *Beta*, der Kern „aktiver" und produziert trotz der Vergrößerung mehr Chromatin. Denn die Autoren betonen, er sei „extraordinairement hypertrophié et déformé, avec un ou plusieurs nucléoles énormes . . et des masses chromatiques ayant l'aspect de chromosomes, le tout noyé dans une substance acidophile densément granuleuse". (Vgl. auch BLOMFIELD und SCHWARTZ 1910 für *Veronica*, befallen von *Sorosphaera* oder OSBORN 1911 sowie KUNKEL 1915 für *Solanum*, infiziert von *Spongospora subterranea*.)[1])

Nicht dagegen finden wir nennenswerte Kernhypertrophien erwähnt bei Infektion von *Monochytrium* (GRIGGS 1910b), *Sorosphaera Junci* (SCHWARTZ 1910) oder *Olpidium Viciae* (KUSANO 1912).

Für tierische Gallen, für die die unmittelbare Nähe des Parasiten in der betreffenden gereizten Zelle nicht in Betracht kommt[2]), erwähnte schon 1895 MOLLIARD ganz allgemein, daß eine starke Kernhypertrophie vorhanden sein könne. Genauer sei zunächst auf die bekannten Heterodera-Gallen eingegangen, die sich an den Wurzeln zahlreicher Pflanzen finden (vgl. TREUB 1886, VUILLEMIN und LEGRAIN 1894, MOLLIARD 1900, TISCHLER 1901b, NĚMEC 1904b, 1910a usw., HOUARD 1906c, s. auch oben Fig. 28 und 45). Sie unterscheiden sich von den bisher behandelten Fällen durch die konstante Vielkernigkeit ihrer Zellen (vgl. Kap. 4e)[3]). Wir hörten auch schon, daß hier starke Chromocentrenbildung in den Kernen vorhanden sein kann. Später sehen wir indes meist auffallende Chromatinarmut neben oft mächtiger Entwicklung der Nucleolen, endlich in den letzten Phasen eine mehr gleichmäßige Tingierbarkeit und amitotischen Zerfall. Sehr auffallend ist in gewissen Entwicklungsstadien die ausgeprägte Polymorphie der Kerne.

Nuclei ganz ähnlicher Art beschrieben u. a. MOLLIARD (1897, 1899), in den Phytoptus-Gallen von *Geranium dissectum* und anderen Arten, ferner (1904) in den Tylenchocecidien von *Artemisia vulgaris*, *Leontopodium alpinum* usw., HOUARD (1906a) in einer Copiumgalle auf *Teucrium* (mit ihren „superbes noyaux ovoides hypertrophiés"), PETRI (1909) in den Phylloxera-Gallen von *Vitis*-Wurzeln, DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (1910) in den Gallen von Eriophyes Doctersii auf *Cinnamomum*, COSENS (1912) in der Aulacidea-Galle auf *Prenanthes*, KARNY und DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (in ganz kurzen Hinweisen 1913, S. 6, 22) in den Gallen von Gigantothrips elegans auf *Ficus glomerata* sowie von Androthrips und Aneurothrips auf *Cordia*

[1]) Eine Kernhypertrophie beschreibt auch TOUMEY (1900) bei den „Crowngalls", für deren Zustandekommen er einen, „*Dendrophagus globosus*" genannten Organismus verantwortlich machte. Wir glauben jetzt wohl an eine andere Ätiologie der genannten Gallen.

[2]) Man vergleiche auch die Angaben v. FABERS (1912b, S. 296) für die Zellen, die den mit Bakterien erfüllten Hohlräumen in Rubiaceen-Blättern angrenzen (s. oben S. 69). Auch hier ist das Eindringen der Parasiten in die Zellen selbst nicht vorhanden, die Giftstoffe sind vielmehr von außen hereindiffundiert.

[3]) Eigenartig ist es, daß bei *Heterodera*-Gallen an Bromeliaceen-Wurzeln solche Zellen nicht auftreten. Die Parasiten wirken hier so schädigend, daß die der Infektion benachbarten Zellen gleich absterben (WATERTON 1909).

suaveolens. Auch W. MAGNUS (1914) erwähnt für die Gallen von Biorrhiza terminalis auf *Quercus pedunculata*, von Isotoma auf den Luftwurzeln von *Ficus*, von Isosoma orchidearum auf *Cattleya*, von Pontania salicis auf *Salix purpurea* die z. T. starken Kernvergrößerungen der dem Galleninnern benachbarten Zellen. Für die Isosoma-Galle sah er sogar Kerne, die ihn wegen ihrer Amöboidie aufs lebhafteste an diejenigen erinnerten, welche er in den Pilzverdauungszellen der Orchideenwurzeln früher (1900) aufgefunden hatte. Und sogar die Endospermkerne von *Ficus carica* können unter der Einwirkung der Blastophaga ähnliche Kernkonturen annehmen (s. LECLERC DU SABLON 1908, S. 22).

Sehr genaue karyologische Daten auf breiter Basis verdanken wir weiterhin ZWEIGELT (1914, 1917), der einige Blattlausgallen studierte. Bei dem Stich der Läuse in die Blätter von *Evonymus*, *Sambucus*, *Rosa* und *Artemisia* beobachtete er starke Kernhypertrophie und Verschwinden der Nucleolen, freilich vermochte hier das Gift schließlich in die Zelle zu dringen und den Nucleus zur Degeneration zu bringen. Dagegen blieb eine solche in den Riesenzellen einer *Prunus*-Galle aus, die wahrscheinlich durch Aphis cerasi hervorgerufen war. Ähnlich waren die Verhältnisse in gewissen Aphidengallen bei *Lonicera xylosteum*. Am interessantesten aber erwiesen sich die Kerne in der Prociphilus-(Pemphigus) nidificus-Galle auf *Fraxinus excelsior*. Unter Hinblick auf Fig. 62 lassen wir am besten den Autor selbst sprechen (S. 425): „Für die hypertrophierten Kerne, deren Volumen ein hohes Vielfaches des normalen ausmacht, gilt nun zunächst im allgemeinen eine größere Armut an färbbaren Substanzen (Chromatin), dessen Verteilung überdies sehr unregelmäßig wird. Ich fand Kerne mit annähernd gleichmäßiger Verteilung des Chromatins auf dem ganzen Nucleus (b, c), und andere, in denen die safranophilen Körnchen den Kern nur als spärliche Punktlinien durchzogen (g); die Eiweißkristalle hypertrophieren meist in annähernd gleichem Tempo wie die Kerne selbst, manchmal sogar rascher und bestimmen nicht selten durch ihre Form und Gruppierung die Gestalt des Kernes mit (e). In anderen Fällen bleiben sie an Größe bedeutend zurück oder verschwinden schließlich ganz, und es ist nicht uninteressant, eine gewisse Parallele in der Chromatinarmut und im Verschwinden der Proteinkristalle konstatieren zu können, so daß solche Kerne außerordentlich hell und schwach gefärbt erscheinen (vgl. g und h mit b und c). Kerne, in denen mehrere Kristalle hintereinander liegen (e), gewinnen eine spindelförmige Gestalt. Meist legt sich um die Kristalle ein lichter, chromatinarmer bis -freier Hof von verschiedener Ausdehnung, und dem oben Gesagten gemäß gilt gleichzeitig: Je kleiner der Kristall, desto größer der Hof um denselben, offenbar als Folge von Chromatinarmut solcher Kerne überhaupt (h). Spindelförmige Kerne sind nicht selten zu einem dünnen, feinen Ende ausgezogen (f); l und m zeigen schließlich Kerne, deren Gestalt sich infolge der weiteren Degenerationserscheinungen nicht mehr weiter feststellen läßt. Die Kernmembran verschwindet in verschiedener Ausdehnung, und die Kernsubstanz diffundiert dort gewissermaßen ins Protoplasma. Vorwiegend in den Epidermiszellen ließen sich weitere Veränderungen beobachten. Die im allgemeinen deutliche Kernmembran wird an manchen Kernen zu einer noch schärferen Kontur, und gleichzeitig damit treten tief-

greifende Strukturveränderungen auf. Es macht den Eindruck, als würden große Vakuolen entstehen, zwischen denen sich, ähnlich wie die Plasmastränge im Zellsaft, deutliche Fäden von sehr schwach färbbarer Substanz ausspannen, sich in irgendeinem Punkte knotig vereinigen und außerdem längs der Kernmembran eine einheitliche, Chromatinkörnchen führende Zone bilden (i); nur auf jenen Substanzbrücken finden sich im Kerninnern Chromatinkörner vor; einen Eiweißkristall habe ich nicht mehr erkennen können. Und noch weiter schreitet schließlich die Fig. k, die offenbar ein Stadium völliger Degeneration oder Desorganisation bedeutet . . . . m deutet die letzten Erscheinungen gänzlichen Zerfalles an; wir sehen, daß die Kerne ihre Kontur verlieren, lappig werden und sich schließlich unter Zerfall auflösen, so daß sich Gestalt und Umfang nicht mehr nachweisen lassen. Als letzten Rest und als Erinnerung an ihr einstiges Vorhandensein finden sich in solchen Zellen lose, im Protoplasma liegende Proteinkristalle, die ihren Mutterboden verloren haben und die völlige Degeneration offenbar am längsten überdauern." — Die letzte mir bekannt gewordene Arbeit über Cecidien, welche hier zu erwähnen wäre, ist schließlich die von WELLS (1920) für gewisse Pachypsylla-Gallen. Es wird aber nur ganz allgemein über Hypertrophie der Wirtszellkerne berichtet.

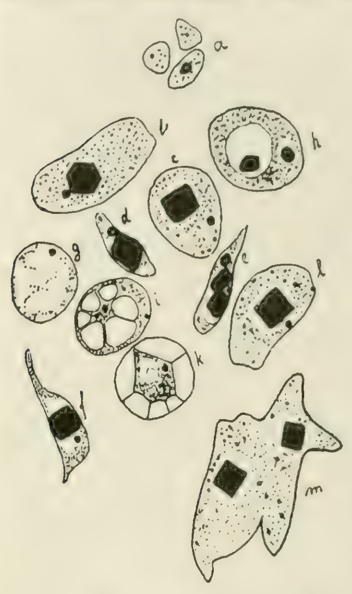


Fig. 62. *Fraxinus excelsior.* Kernhypertrophien der Prociphilusgalle. a drei kleine Kerne aus einer normalen Gewebspartie; b, c annähernd gleichmäßige Verteilung des Chromatins auf den ganzen Kern; b—d größere Proteinkristalle im Kern in Einzahl; e desgl. in Mehrzahl; f Kern an einem Ende spindelförmig ausgezogen; g äußerst geringe Chromatinmengen; h—k starke Vakuolenbildung im Kern; l—m Endstadien der Kernentwicklung, hypertrophierte Nuclei kurz vor ihrer Degeneration. (Nach ZWEIGELT.)

Bei einer Diskussion der gesamten karyologischen Phänomene pflanzlicher wie tierischer Gallen weist KÜSTER (1911, S. 184, 1913, 1916, S. 273) noch besonders darauf hin, daß trotz der beschriebenen starken Veränderungen der Wirtszellkerne diese ihre Teilungsfähigkeit dabei nicht einzubüßen brauchen. Abgesehen von den mehrkernigen Heterodera-Gallen findet man auch, um hier nur einige tierische Gallen anzuführen, in den „Erineum"-Haaren, die durch Eriophyes Vitis oder Tiliae hervorgerufen werden, stets 2 Kerne, ja in den großen und plasmareichen Haaren bei *Alnus* bis zu 6 Nuclei pro Zelle. In den langgestreckten Palisadenzellen der *Centaurea*-Gallen von Loewiola centaurea liegen auch 2—3 Nuclei nebeneinander. Und in den Pachypsylla-Gallen, über die WELLS (1920) berichtet, haben wir ebenfalls Vielkernigkeit (bis zu 8 Nuclei) bestimmter Zellen, aber ein Teil der Nuclei degeneriert dann später. (Vgl. weitere Angaben in Kap. 4e).

Welches sind nun chemisch betrachtet die Mittel, durch die die pflanzlichen oder tierischen Parasiten derartige Kernveränderungen be-

wirken können? Das wissen wir leider nicht. Nur scheinen sie uns nicht sehr „spezifisch“ zu sein, wenn wir bei weit voneinander entfernten Organismen gleiche Wirkungen auf die pflanzlichen Nuclei sehen. Da ist es immerhin von Interesse, daß ein erfolgreicher Gallen-Forscher, nämlich MOLLIARD (1907), bis zu gewissem Grade ähnliche Kernveränderungen an *Raphanus*-Keimlingen dadurch hervorrufen konnte, daß er sie in verschlossenen Tuben wachsen ließ und mit Asparaginlösungen behandelte. Er vermochte so in der Rinde des Hypocotyls vielkernige Riesenzellen zu erzielen und in ihnen wieder polymorphe Kerne mit eigenartigen Chromocentren. Ja er sagt direkt S. 346: „Il est très naturel d'admettre que l'action cécidogène se traduit tout d'abord par un afflux de certaines substances organiques qui agiront sur les cellules d'une manière identique à l'asparagine dans nos cultures en atmosphère confinée.“ Auch möchte ich an Erfahrungen von WÓYCICKI (1910) erinnern, der den Riesenzellen bei Heterodera ähnliche Bilder in hyperhydrischem Gewebe bei *Solanum tuberosum* auftreten sah, die selbst bis in die Einzelheiten den durch die Würmer bewirkten Kern- und Cytoplasma-Veränderungen glichen.

Von sonstigen Außeneinflüssen, die auf eine Hypertrophie des Nucleus von Einfluß sind, darf in erster Linie erhöhte Temperatur genannt werden. Darüber berichtet schon PRILLIEUX (1880) für die Zellen des Wurzelparenchyms bei *Phaseolus* und *Cucurbita*, und SABLINE (1903, S. 484) machte für *Vicia Faba* die gleichen Beobachtungen, sofern er nur seine Pflanzen für 2 Stunden in eine Temperatur von 40° brachte. Immerhin scheinen mir nach den Angaben dieser beiden Autoren Kernfusionen nicht ausgeschlossen, so daß wir die Hypertrophie noch nicht für erwiesen ansehen dürfen. Daß aber Temperaturwirkungen auf Kernform und -struktur durchaus nicht von der Hand zu weisen sind, lehren uns die Erfahrungen, die wir früher (S. 36 und 64) zusammengestellt haben.

Wichtiger sind jedoch wohl die Veränderungen, welche MATRUCHOT und MOLLIARD (1900b, 1903) bei Selbstverdauung unter Sauerstoffabschluß[1]) an Fruchtstückchen von *Cucurbita maxima* sahen. Hier gingen die Kernvergrößerungen selbst von 12 bis auf 18 μ Durchmesser, und das Chromatinnetz, das ursprünglich auf den ganzen Kern verteilt war, verlagerte sich immer mehr nach dessen Peripherie; dabei nahm die Größe der Chromocentren sehr zu. Erst vom 50. Tage ab, an dem der Versuch begonnen hatte, erfolgte wieder eine Abnahme und die Nuclei wurden nun fast ganz achromatisch. Merkwürdigerweise waren die Nuclolarsubstanzen nicht aufgebraucht, aber das haben wir auch von einer Anzahl Gallen kennen gelernt, während umgekehrt in anderen Fällen der „Symbiose“ zuerst gerade die Nucleolen kleiner wurden! Und 100 Tage nach Versuchsbeginn waren dann die Kerne ganz „durchsichtig“ geworden und ihr Gerüstwerk nur noch äußerst schwach tingierbar.

Hier dürfen wir wohl auch anknüpfen, wenn wir die Gewebe betrachten, welche infolge „innerer“ Reize „lebhaft funktionieren“, bei denen es also im Verlaufe der normalen Ontogenese ohne weiteres

---

[1]) Die Kulturen wurden natürlich steril gehalten, um die Einwirkung von Mikroorganismen auszuschließen.

zu Erregungszuständen kommt, die den eben besprochenen, durch äußere Reize verursachten, an die Seite zu setzen sind. E. R. SAUNDERS (1890) untersuchte in dieser Hinsicht schon die Septalnektarien von *Kniphofia*, aber erst Frau SCHNIEWIND-THIES (1897) schenkte uns eine eingehende Studie über die Cytologie dieser drüsigen Gewebe bei den Monocotylen. Darnach verhalten sich die einzelnen Gattungen typisch verschieden. Als erstes Anzeichen der Kernveränderungen macht sich häufig wieder eine starke Hypertrophie bemerkbar (*Allium, Haemanthus, Pancratium*) verbunden mit einer Zunahme von Chromatin. Bei *Cordyline, Gladiolus, Strelitzia, Billbergia, Tillandsia* usw. dagegen blieben die Kerne recht klein. Bald zeigt sich dann auch Amöboidie, und die Nuclei werden „mannigfach gebuchtet, gelappt, eingeschnitten, zackig, strahlig, verzweigt". Gleichzeitig können die Nucleolen an Zahl und Form abzunehmen beginnen. Die Kernform wird nun immer absonderlicher, sie ist bald „tief eingeschnitten, strahlenförmig, zerfetzt" oder man sieht pseudopodienartige Fortsätze und fingerförmige Ausstülpungen, „zuweilen sind die Kerne stark zerklüftet und zerfallen in 2—3 Teilstücke, zuweilen umschließt die Kernsubstanz ringförmig eine große centrale Vakuole". Während die meisten Nuclei „cyanophil" bleiben, schlägt bei einigen (vgl. die Angaben PARATOREs an Bakteroiden-Gallen oben S. 117) die Farbe in Erythrophilie um, was zum mindesten auf „physikalische Zustandsänderung" schließen läßt. Im übrigen sind die Chromatinmengen auf dem Höhepunkt der Sekretion verschieden.

Von sonstigen Nectarien untersuchte STOCKARD (1906) noch die extranuptialen an den Nebenblättern von *Vicia Faba*. Er kommt nach der Schilderung des morphologischen Bildes (Kernvergrößerung, stärker werdende Tinktion im Cytoplasma, verbunden mit manchmal stärkerer Abnahme der Färbbarkeit in alternden Kernen) zu der Überzeugung, daß der Kern einen großen Anteil nehme „in the manufacture of the secretion-substance, but plays a more or less passive rôle in the essential process of secretion". Der letztere Schluß dürfte nach unserem Dafürhalten nicht zutreffen. Denn immer wieder und wieder drängen uns die karyologischen Funde dazu, die aktive Rolle des Nucleus während der ganzen Sekretionstätigkeit in den Vordergrund zu stellen. Und wir wissen schon aus Vergleichen histologischer Forschungen an Drüsenzellen und drüsigen Organen, daß wohl stets hier den Kernen eine ziemliche Vergrößerung gegenüber denen der benachbarten Zellen zukommt (vgl. oben S. 22, s. bereits GUIGNARD 1881a). Im speziellen sei noch auf SPRECHERS (1903, mitgeteilt von CH. BERNARD 1903) Studien an Calciumoxalat absondernden Zellen verwiesen, ferner auf des gleichen Forschers (1909) Angaben für die resinogenen Zellen von *Gingko*, weiterhin auf COOKS und SCHIVELYS (1904, S. 394) Beobachtungen an den Haustorialzellen bei der Orobanchacee *Epiphegus* oder auf BACCARINIS (1908) an den gleichen Zellen von *Cynomorium*[1]), ferner auf die von C. WEST (1915) für die schleimabsondernden Zellen bei Marattiaceen usw. Überall haben wir im Grunde das gleiche: Kernvergrößerung, Chromatinvermehrung und ev. Kernamöboidie. Etwas ausführlicher sei nur noch von den Vorgängen gesprochen, die sich bei den Fermente sezernierenden

[1]) MELCHIOR (1921, S. 68) beschreibt wenigstens für die an der Spitze der Senker bei *Viscum* gelegenen Zellen besonders große Zellkerne und reichen Plasmagehalt.

Zellen an Keimlingen abspielen. TORREY (1902) und H. S. REED (1904) untersuchten in dieser Hinsicht die Embryonen von *Zea*, *Hordeum* und *Phoenix*. Namentlich bei *Zea* zeigten die Kerne nach drei Tagen „Tätigkeit", „a swollen and distorted appearance", und immer mehr Chromatin tritt auf, das sich in erster Linie an der Kernoberfläche ablagert. Später werden die Nuclei fast ganz chromatinfrei. Bei *Phoenix* waren die Erscheinungen am wenigsten charakteristisch. Sehr genau schildert uns GUILLIERMOND (1907 b, 1908 a) die Cytologie der Diastase sezernierenden Zellen bei den jungen Gramineenkeimlingen. Vor allem nach dem achten oder neunten Tage der Keimung von *Zea* hat der Kern „toujours des échancrures et des lobes saillants, sa chromatine s'est sensiblement accrue et se présente sous forme de gros et nombreux granules très colorables". Ja die Chromatinkörner können um den Nucleolus so gelagert sein, daß man fast glauben möchte, es handelte sich um unmittelbaren Stoffaustausch zwischen ihnen. „En même temps le contenu du noyau devient plus hyalin, son réseau chromatique plus lâche et plus visible." Ähnliche, wenn auch nicht ganz so ausgeprägte Veränderungen sah GUILLIERMOND bei *Hordeum* und *Triticum* und er bemerkte, daß die Chromatinkörner in dem gleichen Maße zahlreicher würden, als die Nucleolen sich an Zahl verminderten. Die Veränderungen im Cytoplasma aber, die gleichzeitig vor sich gehen und die im Auftreten von „metachromatischen" Körnern ihren Ausdruck finden, sollen keinesfalls unmittelbar auf die Umwandlungen im Chromatin zurückgeführt werden. Das würde also bedeuten, daß das Cytoplasma höchstens gewisse Stoffe vom Kern empfangen könne, mit deren Hilfe es erst wieder synthetisch die stark tingierbaren Eiweißverbindungen aufbaut.

Mehr nebenbei sind ähnliche Beobachtungen an Samen wohl öfters gemacht, man vgl. z. B. auch die neueren Daten, die WOODCOCK (1914, S. 465) für die „aktiven Zellen" in dem Endosperm von *Rumex* und anderen Polygonaceen angibt.

Ganz allgemein scheinen auch die Narbenpapillen größere Kerne als ihre Umgebung zu haben. Ich habe das noch selbst (TISCHLER 1918 a, 1921) vor kurzem bei *Lythrum* und *Primula* eingehend beobachtet und gelegentliche Angaben aus der Literatur bestätigen es, neuerdings z. B. die von HUNZIKER (1920, S. 26) für *Rafflesia*. Messungen bei *Lythrum Salicaria* ergaben so eine Größe von 10—11 μ Durchmesser gegenüber 6—7 μ in dem benachbarten Narbenparenchym. Die Kerne brauchen dabei gar nicht besonders chromatinreich zu sein, aber auffallend war öfters eine mehr oder weniger ausgeprägte Amöboidie. Der Drüsencharakter des „leitenden Gewebes" in der Narbe ist gleichfalls wiederholt beschrieben worden (s. besonders GUÉGUEN 1900, 1901/02).

Von Interesse ist es, daß sezernierende Zellen schon bei den niederen Organismen ganz analoge Veränderungen während ihrer Sekretion zeigen, die auf starke Stoffwechselvorgänge zwischen Kern und Cytoplasma schließen lassen. Das ist besonders deutlich bei den Saccharomyceten zu sehen, für die wieder GUILLIERMOND (1910 b, 1913, S. 428) nähere Angaben macht. Der Kern erhält schon in 24 Stunden nach Gärungsbeginn eine stark amöboide Kontur und in 48 Stunden „une variation de chromaticité très nette, il se colore intensivement et prend un aspect homogène". Das würde auf eine starke Vermehrung des Chromatins schließen lassen. Was die morphologischen Veränderungen

des lebenden Kerns während der Sekretion angeht, so berichtet auch HENNEBERG (1915), daß dieser hier von Minute zu Minute wie eine Amöbe seine Gestalt ändern könne. Und gleichzeitig treten dann metachromatische Körnelungen im Cytoplasma auf. Ähnlich sahen MATRUCHOT und MOLLIARD (1903) während der alkoholischen Gärung der Mucorineen eine Riesenvergrößerung des Kernes von 1,5 μ auf 3,4 μ, ja auf 4,5 μ. Gleichzeitig fanden sich charakteristische „gouttelettes asphyxiques" im Cytoplasma ein.

Gleichfalls sei noch auf die alte Angabe v. ISTVÁNFFYS (1895) verwiesen, wonach auch bei Basidiomyceten und zwar in Fett sezernierenden Zellen „außergewöhnlich große Zellkerne" vorkommen können, die sogar den größten Teil des Zellumens in Anspruch nehmen, während sonst ja die Nuclei hier durchweg recht klein sind. Ferner gibt R. MAIRE (1902, S. 189) an, daß bei sezernierenden Basidiomycetenzellen eine starke „Oxychromatisation" des Kernes, d. h. eine Entfärbung, einsetze, und im Anschluß daran meinen MAIRE und TISON (1909, S. 235) allgemein, solcher Vorgang sei „en rapport avec une suractivité du travail cellulaire et montre bien l'intervention du noyau dans les phénomènes de sécrétion" [1]).

Aus den bisherigen Beispielen haben wir also genugsam gesehen, daß nicht Chromatinvermehrung oder -verminderung, ebensowenig wie Nucleolarzu- oder -abnahme das allen gemeinsame ist, sondern daß je nach dem Einzelfall ganz entgegengesetzte Bilder sich einfinden können. Der starke Metabolismus innerhalb des Kernes ist die Hauptsache, die Form, in der die Veränderung verläuft, variiert hingegen.

Das können wir auch verfolgen, wenn wir uns jetzt von den rein vegetativen Geweben abwenden und aus der Region der Fortpflanzungsorgane Zellen aufsuchen, die ausgesprochen drüsigen Charakter haben. Schon oben (S. 22) nannten wir dafür die Tapetenzellen der Pollensäcke oder die Periplasmodien, das Endothel um den Embryosack, die Suspensoren und Embryosackhaustorien sowie gewisse Antipoden. Wir fanden, daß neben amöboider Änderung häufig auch die Chromocentrenbildung sich einfinden kann (s. S. 70).

Gleich die „Tapetenzellen" sind von jeher ein sehr schönes Beispiel für „lebhaft funktionierende" Zellen gewesen. Und wir kennen von ihnen recht starke Kernpolymorphie, Vielkernbildung wie bei gewissen Gallen, sehr erhöhte Chromatinzunahme während einer ersten Phase und schließlich während einer folgenden dessen starke Abnahme oder Acidophilie der Nuclei. In diesem Stadium fallen meist noch die großen Nucleolen besonders auf. Das Cytoplasma zeigt öfters sehr sonderbare Ausfällungen chromatischer Substanz, auf die wir etwas weiter unten bei der Frage des Austritts von Chromatin aus dem Kern einzugehen haben. Die Literaturangaben könnten wir aus den zahlreichen Studien an Gametophyten sehr häufen, wir verweisen besonders auf BONNETS (1912 b) Bearbeitung des Gegenstandes.

Und wenn einzelne Autoren, wie ROBERTSON (1904 a) für *Torreya californica* einmal allgemein von den Tapetenkernen aussagen möchten, sie seien nur „poorly provided with chromatin", so handelt es sich da wohl um die zweite der von uns geschilderten Phasen.

---

[1]) Vgl. auch GUILLIERMOND (1903 a) über die Beteiligung des Kerns für Bildung des „Metachromatin" im „Epiplasma der Asci".

Ganz besonders sind die Periplasmodien geeignet, morphologische Kernbilder zu geben, auf Grund deren wir starke Stoffwechselbeziehungen zwischen Plasma und Kern annehmen dürfen. Wir erinnern z. B. an unser oben in Fig. 29 gebrachtes Bild für *Commelina coelestis* (TISCHLER 1915 a). Schon ROSENBERG (1901 b) verglich die Nuclei der Periplasmodien von *Zostera marina* mit denen der gereizten *Drosera*-Tentakeln, und seitdem ist — nach den Bildern zu urteilen — immer wieder die gleiche Beobachtung gemacht, wenn auch nicht immer im Text ausdrücklich erwähnt. Besondere Bedeutung dagegen legt ihnen neuerdings wieder PICKETT (1916) für die Kerne von *Arisaema* bei. Und für Pteridophyten könnten wir genau wie für Phanerogamen (vgl. z. B. CARDIFF 1905 für *Botrychium*, BEER 1906a für *Helminthostachys*, HANNIG 1911a für *Equisetum* und *Azolla*[1]), 1911b für Polypodiaceen eine gleiche Funktion der Periplasmodiumkerne erschließen.

Der Charakter der „Drüsenkerne" geht aber später ganz verloren: die Nuclei runden sich ab. Und höchstens noch aus der Stellung neben den jungen Sporen, zwischen die sie eingewandert sind, könnte man Rückschlüsse dafür ziehen, daß sie doch noch irgendwie für die „Ernährung" in Betracht kommen. So gibt KUNDT (1911) für die Entwicklung der *Salvinia*-Makrospore an, es wären hier die eingewanderten Tapetenkerne an der „von der Sporangiumwand abgewendeten Seite so stark angehäuft, daß sie mehrere Schichten bilden". Während der Sporenreife verschwinden sie dann hier schließlich wie sonst auch.

Demgegenüber sind die Kernveränderungen im „Endothel" (SCHWERE 1896) um die jungen Embryosäcke weniger ausgeprägt. Wir haben ein solches ja überhaupt nur bei gewissen Familien, vornehmlich aus den Reihen der Sympetalen (vgl. COULTER und CHAMBERLAIN 1903a, S. 103). Aber in manchen Fällen, wie z. B. in den von GOLDFLUS (1898/99), CARANO (1915b), PALM (1915) u. a. untersuchten Kompositen, wohl auch bei der Oleacee *Syringa* (TISCHLER 1903 b), der Gentianacee *Menyanthes* (STOLT 1921) und anderen Beispielen (vgl. z. B. BALICKA-IWANOWSKA 1899, N. E. STEVENS 1911, S. 539, OTTLEY 1918) lassen uns die starke Vergrößerung der Kerne, die erhebliche Zunahme des Chromatins und der Nucleolen die Rubrizierung hier nicht zweifelhaft erscheinen[2]). Und die besondere Ausbildung eines „sezernierenden Gewebes" im inneren Integument bei *Crucianella* (LLOYD 1902, S. 46) oder *Melilotus* (W. J. YOUNG 1906) gehört offenbar in die gleiche Kategorie. BALLY (1916) zeigte sogar für *Evonymus*, daß unter Umständen ein förmliches Periplasmodium sich um den heranwachsenden Embryosack herausbilden kann.

Selbst wo kein besonderes abgegrenztes Gewebe vorliegt, wie in dem „spongy tissue" bei gewissen Gymnospermen (vgl. z. B. W. H. LANG 1900 für *Stangeria*, COKER 1903b, 1904 für *Taxodium* usw., vgl. auch die Zusammenfassung von FERGUSON 1903, S. 308—311), können, wenn auch abgeschwächt, ähnliche Kernveränderungen beobachtet werden. Und ebenso darf man die „jacket-cells" um die Archegonien mit ihren

[1]) Hier eine sehr eingehende Literaturübersicht.

[2]) Dagegen dürfte es sich in anderen Fällen, wie bei den Labiaten (SCHNARF 1917 b) nur um ein Gewebe handeln, das besonders lange meristematisch bleibt und demzufolge die Eigentümlichkeiten dieser Zellen besitzt. Gleiches gilt wohl auch für Scrophulariaceen (SCHERTZ 1919) und Cruciferen (VANDENDRIES 1909, 1912 a).

stark chromatischen Kernen nicht zu erwähnen vergessen (s. besonders CAVARA 1900 für *Abies*, BERRIDGE und SANDAY 1907 für *Ephedra* und alle die Arbeiten, die das Problem des Überwanderns von Kernen in die jugendliche Eizelle behandeln, vgl. weiter unten Kap. 4c). Zuweilen können selbst nicht „abgegrenzte" Prothalliumzellen ähnlichen Charakter in karyologischer Hinsicht annehmen (ARNOLDI 1899 für *Sequoia*).

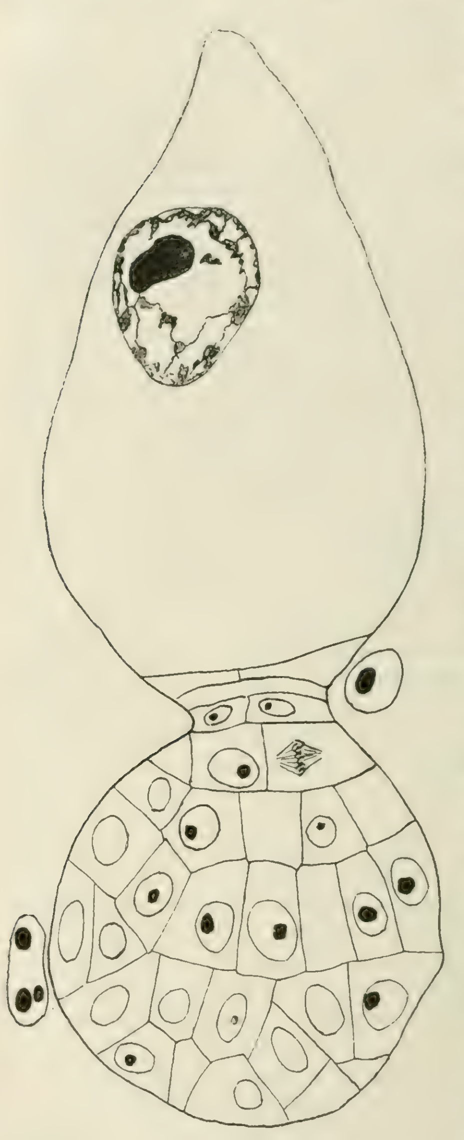


Fig. 63. *Ottelia lancifolia.* Embryo mit mächtig entwickeltem Suspensor, außerhalb zwei Endospermkerne gelagert. Nach PALM.

Als unmittelbar zur Ernährung des jungen Embryo bestimmte Zellen muß man gewisse „Suspensoren" und „Haustorien" betrachten. Namentlich die neben der Mikropyle gelagerte Endzelle des Suspensors ist öfters mächtig entwickelt und hat anstatt einer einfachen zylindrischen Fadenzelle Kugelform angenommen. Der Kern kann gegenüber den sonstigen Kernen des Suspensors stark vergrößert sein (vgl. Fig. 63 für *Ottelia lancifolia*). Das ist in der die Gametophyten behandelnden Literatur so oft beschrieben worden, daß ich hier nicht alle Beispiele dafür aufzählen kann. Man vergleiche in erster Linie die Angaben für die *Helobiae*, für die, worauf SCHÜRHOFF (1920c) hinweist, die Erscheinung geradezu charakteristisch sein dürfte: J. H. SCHAFFNER 1896, 1897a, CAMPBELL 1897, WIEGAND 1900, HOLFERTY 1901, ROSENBERG 1901a, HALL 1902, MURBECK 1902b, WYLIE 1904, SERGUÉEFF 1907, M. T. COOK 1908, GRAVES 1908, PALM 1915, AFZELIUS 1920. Aber auch für andere Familien ist gleiches angegeben, so für die Gnetaceen (THOMPSON 1916), Caryophyllaceen (GIBBS 1907, M. T. COOK 1909b, PEROTTI 1913) Papaveraceen (GUIGNARD 1903), Cruciferen (L. C. RIDDLE 1898, ROSENBERG 1909, vgl. oben Fig. 31, M. SCHAFFNER 1906), Saxifragaceen: *Chrysosplenium* (GÄUMANN 1919), Oxalidaceen (HAMMOND 1908), Podostemaceen (W. MAGNUS 1913), Tropaeolaceen (WÓYCICKI

1907a, b, vgl. oben Fig. 30), Labiaten (BILLINGS 1910), Rubiaceen (LLOYD 1902)[1]).

Eine so mächtige Entwicklung einer einzigen Zelle und ihres Nucleus braucht nicht der einzige Modus zu sein, den wir für den „Drüsencharakter“ des Suspensors angeben können. So hören wir schon vor langer Zeit von den sonderbaren Suspensoren der Leguminosen durch STRASBURGER (1880 b), HEGELMAIER (1880 a u. b), GUIGNARD (1881 b) und neuerdings von TISON (1919) für *Trapa natans*, daß eine ganze Reihe von Zellen in ähnlicher Weise wirkt. In manchen Fällen existieren auch besondere schlauchförmige Auswüchse des Suspensors, die dann haustorial die Nachbargewebe durchziehen. Man vgl. Fig. 64 für *Stanhopea*, bei der TREUB (1879) wie bei anderen Orchideen solche Entwicklung beschrieb, und man achte darauf, wie sehr dieser Komplex von ernährenden Zellen den des eigentlichen Embryo — zum mindesten vorübergehend — an Größe übertreffen kann. Auch HEGELMAIER (1878, 1880b) für *Corydalis*, LLOYD (1899, 1902) für Rubiaceen, BILLINGS (1910) für Labiaten beschreiben ähnliche mehr oder minder entwickelte Suspensorauswüchse. Die Kerne brauchen hier nicht so riesig zu sein wie bei unserem ersten Typus, übertreffen die des Embryo selbst wohl aber stets an Größe und Chromasie.



Fig. 64. *Stanhopea oculata*. Embryo mit Suspensorschläuchen. Entwicklung noch nicht vollendet. Vergr. 400. (Nach TREUB.)

Als Endospermhaustorien bezeichnen wir im allgemeinen besondere Anhangsgebilde des Endosperms, die sich in das Gewebe des Nucellus oder des Integuments hin erstrecken, um von hier aus Nährstoffe für den wachsenden Embryo herbeizuziehen. Aber die haustoriale Funktion von Endospermzellen ist nicht auf diese beschränkt, sondern es können sich auch einige, meist nach der Chalaza hin gelegene Zellen zu ähnlichen Zwecken spezialisiert haben, wenn sie im übrigen sich nicht von dem Nährgewebe äußerlich abheben. Nur die Größe der Kerne, so wie ihr Chromatingehalt, häufig auch das Unterbleiben von Zellwandbildungen zwischen ihnen, deuten ihre Ausnahmestellung an. Hierher gehören z. B. alle Fälle, bei denen gleich durch die erste Teilung im

[1]) In anderen Fällen, so nach CONRAD (1900) bei *Quercus*, nach SOUÈGES (1919) bei *Lepidium* und *Cochlearia* — wenigstens nach den Figuren zu urteilen — zeichnen sich selbst bei stärkerer Ausbildung des Suspensors seine Kerne in keiner Weise vor denen des sonstigen Embryo in der Größe aus.

jugendlichen Endosperm eine „Basal“zelle abgeschieden wird, die sich nicht oder nur unvollkommen in kleinere Zellen aufteilt. Ebenso dürfen wir die „Basalapparate“ besonders hervorheben. Einzelheiten sind in der „Gametophytenliteratur“ genugsam festgelegt. Ich nenne hier — ohne Vollständigkeit zu beabsichtigen: GUIGNARD (1881 b) für Leguminosen; J. H. SCHAFFNER (1897 a) für *Sagittaria*, CAMPBELL (1897) für *Najas* und *Zannichellia*, BUSCALIONI (1898 a) für *Vicia*, L. C. RIDDLE (1898) für *Alyssum*, WIEGAND (1899, 1900) für *Potamogeton*, D. S. JOHNSON (1900 a) für *Saururus*, HOLFERTY (1901) für *Potamogeton*, BILLINGS (1901) für Linaceen u. a., M. T. COOK (1902, 1906, 1907, 1908, 1909 a) für Nymphaeaceen, *Sagittaria* und *Potamogeton*, HALL (1902) für *Limnocharis*, MURBECK (1902 b) für *Ruppia*, STRASBURGER (1902 a) für *Ceratophyllum*, BURR (1903) für *Vallisneria*, WYLIE (1904) für *Helodea*, BILLINGS (1904) für *Tillandsia*, W. J. YOUNG (1906) für *Melilotus*, JUEL (1907) für *Saxifraga*, COKER (1907 b) für Pontederiaceen, SEATON (1909) für *Nymphaea*, MODILEWSKI (1908 a, 1909 a) für Urticaceen und Euphorbiaceen, ROSENDAHL (1909) für *Symplocarpus*, STEPHENS (1909) für Penaeaceen, A. ERNST (1909) sowie A. ERNST und CH. BERNARD (1909, 1911, 1912 a und b, 1914) für Burmanniaceen, TISCHLER (1912) für *Ananassa*, N. E. STEVENS (1912 a) für *Fagopyrum*, WEINZIEHER (1913) für Xyridaceen, SAMUELSSON[1]) (1913) für Saxifragaceen, YORK (1913) für *Dendrophthora*, HOLMGREN (1913) für *Butomus*, JACOBSSON-STIASNY[1]) (1914) für Crassulaceen und andere Familien, SCHNARF (1914) für *Hypericum*, WOODCOCK (1914) für *Polygonum*, TÄCKHOLM (1915) für *Jussieua*, PALM[1]) (1915) für *Ottelia* und *Amomum*, MICHELL (1916) für Araceen, GÄUMANN (1919) für Saxifragaceen, HEIMANN-WINAWER (1919) für *Colchicum*, AFZELIUS (1920) für *Aponogeton*. Im einzelnen bestehen natürlich große Differenzen. — Weit ausgesprochenerer „Drüsencharakter“ wird jedenfalls den eben erwähnten „blinddarmähnlichen“ Auswüchsen des Endosperms zukommen, die seit den Tagen W. HOFMEISTERS und SCHACHTS in erster Linie bei den Scrophulariaceen die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Von neueren Forschern haben BUSCALIONI (1893 a u. b), BALICKA-IWANOWSKA (1899), TISCHLER (1899), CH. BERNARD (1903), SCHMID (1906), WURDINGER (1910), DOP (1913 b), MICHELL (1915), A. T. EVANS (1919) und SCHERTZ (1919) sich mit ihnen beschäftigt.

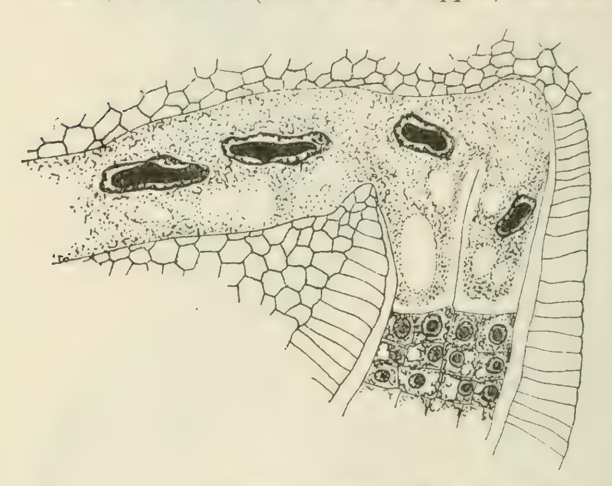


Fig. 65. *Alectorolophus hirsutus.* Mikropylarpartie des Endosperms mit Haustorium-Basis. Vergr. 400. (Nach SCHMID.)

[1]) In diesen Arbeiten findet sich eine besonders eingehende Literaturdiskussion.

Eine monographische Behandlung der ganzen Familie verdanken wir SCHMID (1906), und wir wollen auf die zahlreichen karyologischen Einzelheiten dieser vorzüglichen Arbeit besonders verweisen (vgl. auch Fig. 65—67 und oben Fig. 33). Wir hören da, daß die Pseudosolaneen und Antirrhineen nur relativ gering entwickelte Auswüchse haben, desto stärkere aber die Rhinantheen. Zuerst beobachtet man wieder eine starke Zunahme der chromatischen Substanz, die meist in groben, scharf umschriebenen Körnern ausgefällt ist, verbunden mit intensiverem Wachstum des Nucleolus. Später wird die Struktur des Kerns oft „flockig", die Umrisse der Chromatinpartien werden undeutlicher, und Nucleolus wie Gesamtnucleus bekommen amöboide Umgrenzung. In den meisten Fällen pflegt sich, wenigstens in den stärker ausgebildeten „Mikropylarhaustorien", die Kernzahl auf vier zu vermehren, während die kleineren „Chalazalhaustorien" auch zweikernig bleiben können. Über die in diesen Haustorien beobachtete Celluloseabscheidung (BUSCALIONI 1913a und b, TISCHLER 1899, SCHMID 1906, DOP 1913a) werden wir erst weiter unten sprechen (vgl. Kap. 4c).



Fig. 66. *Veronica Chamaedrys.* Mikropylarhaustorium mit hypertrophierten Kernen. Vergr. 520. (Nach SCHMID.)

So sehr wir uns mit der Beschreibung der morphologischen Bilder von SCHMID einverstanden erklären können, der zudem gewisse von BUSCALIONI (1899a u. b) und mir (TISCHLER 1899) beschriebene Kernverhältnisse, namentlich bezüglich der Kernzahl im Haustorium, korrigierte, so wenig können wir mit der Deutung der fraglichen Strukturen übereinstimmen. Wenigstens erscheint uns die Auffassung sehr einseitig, daß die Riesenkerne nur unter dem Eindruck einer „Überernährung" zu betrachten sind (1906, S. 283). Gewiß mögen die reich zuströmenden Nährstoffe auch das Cytoplasma und die Haustorialkerne mehr an Substanz aufnehmen lassen, als vielleicht für ihre Tätigkeit im Gesamtverbande der Samenentwicklung „nötig" wäre. Aber in erster Linie scheint mir doch die starke Nährstoffzufuhr für den Embryo da zu sein, und die Haustorien haben die Aufgabe, diese in eine besonders resorbierbare Form umzuwandeln. Denn nur dann könnten wir die Beobachtungen von Form- und Strukturveränderungen der Nuclei mit den in Drüsenzellen aufgefundenen vergleichen. Und soweit ich sehe, haben auch die anderen Autoren, welche diese Verhältnisse für andere Familien diskutieren, stets unsere Ansicht vertreten.

Nicht nur die Scrophulariaceen haben nämlich solche mächtig entwickelten haustorialen Auswüchse am Endosperm, sondern noch eine

größere Reihe von Gewächsen aus anderen Familien. Zu nennen wären von neueren Arbeiten und zwar solchen, die speziell auf die karyologischen Phänomene dabei eingehen, für die verwandten Familien der Labiaten die von SHARP (1911b) und SCHNARF (1917b), Verbenaceen die von KANDA (1920), Pedaliaceen die von F. W. OLIVE (1888), Utriculariaceen die von MERZ (1897) und F. X. LANG (1901), Globulariaceen die von BILLINGS (1901), Plantaginaceen die von BUSCALIONI (1894), BALICKA-IWANOWSKA (1899), SCHNARF (1917a)[1]. Ferner finden sich ganz übereinstimmende Bildungen auch bei Ericaceen (ARTOPAEUS 1903, PELTRISOT 1904, N. E. STEVENS 1911, SAMUELSSON 1913), Empetraceen (SAMUELSSON 1913 s. a. Fig. 34 und 68), Balsaminaceen (LONGO 1905, 1910, OTTLEY 1918), Loasaceen (KRATZER 1918), Loganiaceen (DOP 1913a), Myzodendraceen (SKOTTSBERG 1913), Araceen (JACOBSON-PALEY 1920a, c, vgl. oben S. 79) (s. auch die vergleichenden Übersichten bei LONGO 1905, SAMUELSSON 1913 und JACOBSSON-STIASNY 1914). Natürlich kommen alle Übergänge bezüglich des Grades der Ausbildung vor. Besonders möchte ich noch auf die Podostemaceen hinweisen (W. MAGNUS 1913), da bei ihnen einmal ein kleines Mikropylarhaustorium nahrungsvermittelnd für den jungen Embryo wirkt, dann aber auch ein eigener durch Lösung gewisser Nucellarzellwände (s. weiter unten) entstandener Hohlraum dafür in Frage kommt. Die Kerne sind hier sehr chromatinreich, treten zuweilen in besonderer Weise zusammen und konnten direkt in ihrer Funktion mit Antipodalnuclei verglichen werden (S. 315).

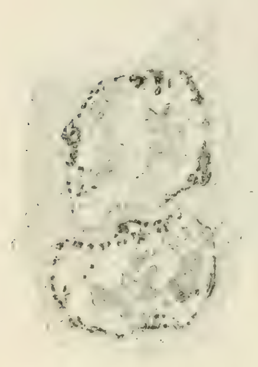


Fig. 67. *Melampyrum pratense.* Hypertrophierte Kerne des Chalazalhaustoriums. Vergr. 400. (Nach SCHMID.)

Und diese Antipoden seien nun als letzte Gruppe der für die Ernährung des Embryo tätigen „Drüsenzellen“ etwas näher besprochen. Zuletzt führen wir sie deshalb auf, weil ihr ökologischer Charakter stark umstritten ist und ganz sicherlich auch sehr verschieden bewertet werden muß. Denn in einer Reihe von Familien geht ihnen die genannte Bedeutung völlig ab: wir haben in ihnen nur ephemere Bildungen, die mehr den Morphologen und Stammesforscher vom vergleichend anatomischen Standpunkt aus als den Ökologen und Physiologen interessieren. Aber in einer größeren Anzahl von Familien sehen wir eine ganz kolossale Entwicklung ihrer Zellen und Kerne (s. z. B. oben Fig. 48). Und mit der Hypertrophie der Nuclei geht auch eine starke Hyperchromasie und Vermehrung der Nucleolarsubstanz Hand in Hand. Öfter haben wir ausgeprägteste Amöboidie und nicht selten auch „Fragmentation“. Um reine Ernährungshypertrophien (HUSS 1906) kann es sich kaum handeln. Ich meine vielmehr, daß die von WESTERMAIER (1890), LÖTSCHER (1905) JACOBSON-PALEY (1920b), STOLT (1921) u. a. vertretene Auffassung von dem „aktiven“ Charakter der Zellen zu recht besteht. Natürlich

[1]) Vgl. auch die Angaben über Gesneraceen, Campanulaceen, Lobeliaceen usw. (BALICKA-IWANOWSKA 1899, BILLINGS 1901), sowie Santalaceen, Amentiferen usw. (vgl. COULTER und CHAMBERLAIN 1903a, S. 105 ff.) Speziell karyologische Daten haben wir hier aber noch kaum. Die Beschreibungen beziehen sich in der Hauptsache auf die äußere Morphologie.

hat Huss recht, wenn er für die Vergrößerungen den starken Zustrom von Nährstoffen verantwortlich macht, aber wir glauben nun und nimmer, daß es sich dabei um quasi „pathologische" Bildungen handelt, und wir sind überzeugt, daß etwaige Degenerationen erst einsetzen, wenn die Hauptarbeit der Antipoden„drüsen" getan ist. Denn wir erinnern uns daran, daß wir oben (S. 70) auch betreffs der Veränderungen der Kernstrukturen einen nahen Zusammenhang mit sonstigen Drüsengeweben konstatierten, und wir betonen ja immer wieder die engen Beziehungen zwischen Struktur und Funktion. Aus unveröffentlichten Studien an *Epimedium* (Tischler 1921) weiß ich, daß die „Chromocentrenbildung" hier sehr ausgeprägt sein kann. Gerade die Familien der Berberidaceen, Ranunculaceen, Papaveraceen und Verwandten zeigen fast durch-

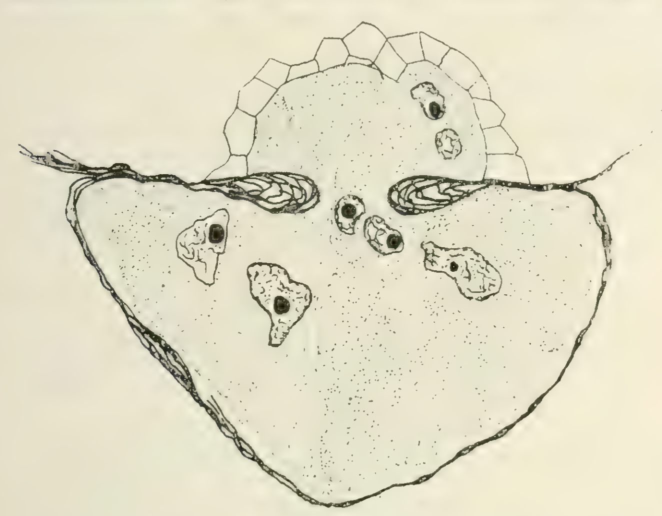


Fig. 68. *Empetrum nigrum.* Mikropylarhaustorium mit noch erhaltenen Zellgrenzen. Die Kerne stark amöboid. Vergr. 300. (Nach Samuelsson.)

weg für die einzelnen Spezies ähnliches (vgl. auch die entspr. Abbildung in Kap. 10). Und die schon erwähnte Arbeit von Huss (1906) gibt eine ganz vorzügliche Übersicht über die zu beobachtenden Differenzen. Außer dieser sei wenigstens auf die Studien von Strasburger (1879a), A. Fischer (1880), Guignard (1882a, 1901c, 1903), Hegelmeier (1885), Westermaier (1890), Mottier (1895), Andrews (1895), Coulter (1898), L. B. Dunn (1900), Osterwalder (1898), J. B Overton (1902), Ch. H. Shaw (1904), Surface (1905), Souèges (1910—1914) und anderen Autoren verwiesen. Wir dürfen wohl sagen, daß der Antipodencharakter direkt ein Familien-Merkmal darstellt, und wir sehen denn auch in anderen Familien, sicherlich phylogenetisch ganz unabhängig davon herausgebildet, ähnliches. Nicht nur eine Vergrößerung einiger weniger, sondern auch eine Vermehrung der Antipoden, oft bis zu riesigen Zahlen, kommt vor. Berühmt geworden sind da vor allem einige Monocotylen, wie die Gramineen (A. Fischer 1880, Guignard 1882a, 1901a, Westermaier 1890, Goliński 1893, Körnicke 1896, Cannon 1900, Tannert 1905, Sax 1918 usw.), Pandanales (Campbell 1899c d,

1911a, SCHÜRHOFF 1920c), Juncaginaceen (HILL 1900), einzelne Araceen (CAMPBELL 1899c, ROSENDAHL 1909) usw. Doch kann nach dem morphologischen Bilde zu urteilen, ein schwächerer Drüsencharakter den Antipoden auch sonst zukommen (vgl. insbesondere die Angaben von FERRARIS (1902, S. 229 ff.) für die Iridacee *Romulea*, die von IKEDA (1902) für die Liliacee *Tricyrtis* und das Résumé bei COULTER und CHAMBERLAIN (1903a, S. 99). Von Dikotylen verdienen die Compositen besondere Erwähnung; doch sind die älteren Angaben nicht alle einwandfrei, da hier Verwechselungen mit anderen Zellkomplexen untergelaufen sind (s. namentlich MOTTIER 1893, CHAMBERLAIN 1895, GOLDFLUS 1899, OPPERMANN 1904, CARANO 1913, 1915a b, WINGE 1913b, PALM 1914, 1915, TÄCKHOLM 1916, DAHLGREN 1920, SCHÜRHOFF 1920a). Die Zahl der Antipoden kann also auch hier stark zunehmen, doch macht TÄCKHOLM (1916) darauf aufmerksam, daß z. B. bei *Cosmidium* die Kernhyperchromasie nicht ausgeprägt ist und es sich hier vielleicht wirklich nur um reine Hypertrophien handele. Auch GUIGNARD (1902a) gibt für die Solanaceen (*Nicotiana tabacum*) an, daß hier zwar die drei Antipoden mächtig entwickelt sind, aber plasmaarm bleiben und die Kerne sich nicht vergrößern. Es ist jedenfalls das Wahrscheinlichste, daß alle Übergänge in Ausbildung und Funktion vorhanden sind. Systematischen Wert haben die Zellformen wohl nur innerhalb kleinerer Verbände.

Und nicht etwa dürfen wir Rubiaceen (LLOYD 1899, 1902), Gentianaceen (JOHOW 1885, 1889, GUÉRIN 1903, JACOBSON-PALEY 1920b, STOLT 1921b) oder Cynomoriaceen (PIROTTA und LONGO 1899) mit ihrer starken Antipoden-Vermehrung irgendwie deshalb mit den Compositen sytematisch zusammenbringen.

So werden wir auch ganz gegen die Regel einmal eine Gattung mit mächtig entwickelten Antipoden haben, für die wir Drüsencharakter statuieren dürfen, wo die übrigen Gattungen nur ephemere Bildungen aufweisen. DAHLGREN (1916) beschrieb solches für *Lysimachia* im Gegensatz zu den anderen Primulaceen.

Häufiger kommt auch nur einer Antipode Hypertrophie und „aktives“ Verhalten zu und die Schwesterzellen verkümmern frühzeitig. LLOYD (1899, 1902) beschreibt das z. B. für Rubiaceen und SERVETTATZ (1909) für *Hippophaës*.

Wir haben hier aber keine vergleichende Morphologie der Gametophyten zu geben, und die beigebrachten Literaturangaben sollen nur Beispiele und keine erschöpfende Zusammenfassung aller Angaben über die Antipoden überhaupt sein.

Jedenfalls haben wir gesehen, daß durch „Endothel“ und „Suspensoren“, durch „Endospermhaustorien“ mannigfachster Art wie durch „Antipoden“ dem Embryosack vor und nach der Befruchtung die notwendigen Nährstoffe zugeführt werden. Ja wir haben auch Anzeichen dafür, daß selbst, wo wir keine morphologischen Sonderorgane haben, doch erhöhte „drüsige“ Tätigkeit für gewisse Nuclei zuweilen anzunehmen ist. Denn wir dürfen jetzt doch wohl folgern: Wenn bei morphologisch gut zu definierenden Drüsen immer oder doch meistens bestimmte sonderbare Kernveränderungen vorhanden sind, die wir ohne lebhaften Stoffwechsel nicht sehen, dann wird auch da, wo wir ausnahmsweise derart „gereizte“ Nuclei vor uns haben, mit hoher Wahrscheinlichkeit

dies auf die gleiche physiologische Tätigkeit zurückzuführen sein. Ich möchte es also nicht als „*circulus vitiosus*“ bezeichnen, wenn wir auch für die „normalen“ Kerne des Endosperms solches glauben, sofern wir ausgeprägte Amöboidie, Chromocentren-Bildung, Hypertrophie usw. sehen (vgl. z. B. Raciborski 1893a für *Lupinus*, *Pisum*, *Zea*, Zacharias 1895 für *Ricinus*, Buscalioni 1898a für *Leucojum* und *Fritillaria*, Tischler 1900 für *Corydalis*, Rosenberg 1901a für *Zostera*, Ikeda 1902 für *Tricyrtis* usw.)

Und ähnlich dürfen wir wohl die Kerne gewisser Zellen werten, die außerhalb des Embryosacks im Nucellus, namentlich der Chalazalgegend, vorhanden sind. Sie sind oft beschrieben worden und fallen schon bei schwächeren Vergrößerungen durch ihre stärkere Tinktionsfähigkeit auf. Bei den Blütenpflanzen sind die Einrichtungen zur Ernährung des gleichsam parasitischen Embryos eben sehr mannigfache. Bei den systematisch tiefer stehenden Klassen, wie den Moosen, ist alles noch weniger kompliziert. Freilich lesen wir von dem „haustorialen Fuß“ des Moos-Sporogons zuweilen auch Angaben über erhöhte Färbbarkeit der Zellen und ihrer Kerne (Durand 1908), aber eine wirkliche Hypertrophie und Amöboidie der Nuclei findet sich im allgemeinen noch nicht vor, d. h. die Nährstoffe müssen wohl ohne weitere „Verarbeitung“ resorbiert werden. Selten einmal werden die Analogien mit der Ernährung des Phanerogamen-Embryo stärker (so nach Campbell 1916 bei *Treubia*).

Weit auffälliger sind jedenfalls die Kernhypertrophien in den „Auxiliarzellen“ der Florideen, von denen uns Davis (1896a b), Oltmanns (1898b), Hassenkamp (1902), J. F. Lewis (1909) usw. berichten. Hier ist nicht der geringste Zweifel, daß die Nuclearvergrößerung „in irgend einem Zusammenhange mit der nutritiven Aufgabe der Kerne bei der Ausbildung des Cystocarps und der Karposporen“ stehen muß. Davis (1896a) beschreibt auch kolossale Kerne in den Tragzellen und den benachbarten Zellen von *Champia*, und Svedelius (1908 S. 92) gibt für *Martensia fragilis* an, daß in den basalen Zellen der „Gonimoblasten“ wahre Riesenkerne von 30—40 μ Durchmesser auftreten, während sonst die vegetativen Nuclei nur ca. 1 μ messen.

Ferner berichtet Coker (1903a) von riesigen Kernen mit amöboiden Fortsätzen in den Makrosporen von *Marsilia*[1]) während des Auswachsens der Prothallien, und Beer (1906b) betont in ähnlicher Weise für *Riccia* die Bedeutung des Kerns für das Wachstum der jungen Sporen.

Die Beispiele könnten wir häufen, ohne doch prinzipiell Neues zu bringen. Und wir werden wohl überall jetzt einen Verdacht für ähnliche Funktion aussprechen dürfen, wo wir ähnliche karyologische Bilder sehen, so wenn wir von Cavara (1897) hören, daß der Kern in den sich entwickelnden „Idioblasten“ der *Camellia*-Blätter polymorph wird und stark hypertrophiert, so wenn wir bei Küster (1916, S. 381) lesen, wie in dem Mesophyll von *Vanda*, *Cattleya* und anderen Orchideen nach Verwundung die angrenzenden Zellen ihre Nuclei bis zu 48 μ Durchmesser sich vergrößern lassen.

---

[1]) Für *Salvinia* macht Yasui (1911) auf eine Gliederung des auswachsenden Prothalliums in 2 Zonen aufmerksam, die sich zueinander wie das „gekammerte“ und „nucleare“ Endosperm verhalten. Dem letzteren Abschnitt dürfte haustoriale Funktion zukommen.

Gerade für „Regenerationsgewebe" irgendwelcher Art, inkl. der Callusbildungen, liegen mancherlei Angaben vor, die auf eine erhöhte Inanspruchnahme des Kerns schließen lassen könnten. Haben wir doch für tierische Zellen die interessanten Messungen von GODLEWSKI (1910), wonach die Kernplasmarelation hier eine ganz andere werden kann als im normalen Gewebe. In einer ersten Phase war verhältnismäßig mehr Cytoplasma, in einer zweiten mehr Kernsubstanz vorhanden. Für pflanzliche Beispiele fehlen noch exakte Untersuchungen. Aus NESTLERS (1898), MIEHES (1901), LOPRIORES (1906), v. PROWAZEKS (1907), TISCHLERS (1909) und GA. RITTERS (1911) Untersuchungen konnte man nämlich entnehmen, daß zum mindesten vorübergehend eine Kernhypertrophie vorhanden ist, selbst wenn wir die Funde von NĚMEC (1905) mit ihrer Kernhyperchromasie als auf Kernverschmelzungen beruhend hier ausschalten wollen. Aber die aufgeführten Beispiele sind wohl nicht alle einwandfrei; so scheint NESTLER typische Ruhekerne und beginnende „Prophasen" von Kernteilungen nicht gut auseinander gehalten zu haben. NĚMEC (1905, 1910a), SCHÜRHOFF (1906) und HANS WINKLER (1916, S. 470) meinen nun zwar jegliche Kernvergrößerung leugnen zu sollen, doch sehe ich auch dieses Dictum noch nicht für erwiesen an, da in vielen Fällen die Kernvergrößerung nur als allererste Reaktion auf den Wundreiz hin vorhanden und dann rückgebildet werden könnte und von hier aus alle Übergange zu denen in den oben genannten „Callusbildungen" möglich wären. Und dafür, daß ein abnorm gesteigerter intranuclearer Stoffwechsel in der Tat vorhanden ist, kann man die Beobachtung von NĚMEC (1901c, S. 32) verwerten, nach der in den Kernen unmittelbar nach Anbringen einer Wunde „eine transitorische Anhäufung" der Kernsubstanz in der Richtung zur Wundfläche stattfindet, so daß der Kern in den Präparaten an einer Seite intensiver gefärbt erschien als an der anderen.

Weniger „verständlich" wird uns aber die Tatsache sein, warum z. B. in Thyllen der Nucleus häufig eine so beträchtliche Größe annehmen kann (TAMBA 1887 für *Cucurbita*), oder warum gerade in jungen Gefäßen die Nuclei so außerordentlich groß sein können. MOLISCH (1901, S. 16) hat sie bei *Asparagus* bis zu 264 μ im Durchmesser gemessen. Sie waren außerdem „unregelmäßig gelappt oder verzweigt", besaßen also die charakteristische Form von Drüsenkernen. Solche Fälle sind jedoch Ausnahmen. Und wir dürfen wohl zum Schluß noch die mächtige Entwicklung der Kerne in manchen Eizellen unter dem Gesichtspunkt betrachten, daß diese für die Produktion genügender Mengen von Reservestoffen tätig sein müssen. Die größten überhaupt bekannten pflanzlichen Nuclei sind gerade solche bei Eizellen, nämlich bei denen der Cycadeen. Wir erinnern uns, daß wir (s. oben S. 27) für *Zamia* Kerne von 467 : 553 μ, für *Dioon edule* gar bis zu 1475 : 380 μ Größe kennengelernt haben. Hier und bei den verwandten Coniferen sind denn auch manche Erscheinungen beschrieben worden, wie wir sie bei „lebhaft funktionierenden Zellen" auftreten sahen. CAVARA (1900 für *Abies*, MURRILL (1900) für *Tsuga*, FERGUSON (1904) für *Pinus*, LAWSON (1909) für *Pseudotsuga*, KERSHAW (1912) für *Bowenia* usw. seien hier genannt. Und auch für die Eikerne von Farnen hören wir gleiches (YAMANOUCHI 1908b). Ein besonders schönes Beispiel aber, das uns an gewisse tierische Eier erinnert, beschrieb NIENBURG (1910)

für die Braunalge *Cystosira barbata*. Der anfangs runde Nucleus wird hier bald gelappt, und von den Lappen gehen zahlreiche pseudopodienartige Fäden aus, die sich manchmal verzweigen und sich dann allmählich im Cytoplasma und zwischen den Plastiden zu verlieren scheinen. Die Nucleolen verschwinden und das Chromatin nimmt unregelmäßig flockige Struktur an. Im Plasma tritt eine merkwürdige, wie eine „Corona" den Kern umgebende Strahlung auf. Nun rundet sich der Kern ab, die Nucleolen finden sich wieder ein und das Chromatin nimmt sein normales Aussehen an. Endlich verschwindet auch die Corona wieder. Es ist doch zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß diesen einzelnen Phasen ganz bestimmte chemische Wechselwirkungen entsprechen, auch wenn wir über die Art der Umsetzungen noch nicht einmal Vermutungen aussprechen dürfen[1]).

Bei tierischen Eiern, deren Kerne ähnliche Formveränderungen erfahren, ist von zoologischer Seite eine Chromatinemission aus dem Kerne angenommen. Das hat zuerst GOLDSCHMIDT (1904) im Anschluß an gewisse Erfahrungen R. HERTWIGS bei Protozoen allgemein für die Metazoen-Zelle zu begründen versucht (s. auch MOROFF 1909). Und das hat auch, nachdem kritische Prüfung die Unhaltbarkeit von GOLDSCHMIDTS Annahmen gezeigt hatte, vor allem SCHAXEL auf Grund verbesserter Methodik behauptet (s. dessen Résumé 1912). Ganz allgemein erweiterte dieser Forscher seinen Leitsatz zu folgender Fassung: „Steht der Zelle eine produktive Leistung bevor, so erfolgt eine Chromatinemission, an die sich im Cytoplasma die betreffenden Umbildungen anschließen. Handelt es sich um Zellen, die in bloßer Vermehrung begriffen sind, so geht das Chromatin des Ruhekernes direkt wieder in die chromosomale Lokalisation über", d. h. es wird aus dem Kern nicht entfernt. So soll das Chromatin direkt die „determinierende Substanz" der Zelle sein. Von diesem Standpunkt will SCHAXEL nun auch die ganze Entwickelung der Zelle cytologisch zu „verstehen" versuchen, aber nicht „als Cytologie", sondern „mit Cytologie" (s. a. SCHAXEL 1913). Und da die Einzeldeterminationen in sukzessiven Akten zustande kämen, könnte allmählich an Stelle des „typisch konstituierten Eies das typische Aggregat typisch konstituierter Zellen" des Embryo treten (SCHAXEL 1916).

In morphologischer Beziehung vergleichbares beschreibt O. HARTMANN (1918) für eine Anzahl von Algenkernen, die eine starke Chromatinemission bei Überführung des Organismus in höhere Temperaturen erkennen lassen sollen. HARTMANN selbst betrachtet dies als „Regulationsvorgänge", um überflüssig gewordene Bestandteile einfach auszuscheiden (vergl. auch oben S. 106). Keinenfalls will er dem emittierten Chromatin eine besondere formative Rolle zuerkennen. Und ähnliche Angaben macht er (1919b, S. 227) für Kerne der Wurzeln auch bei *Zea* und *Pisum* bei mittleren und hohen Temperaturen. Aber einmal ist es uns nicht klar, wie weit wir hier nicht überhaupt schon von pathologischen Veränderungen zu reden haben, dann aber gilt für HARTMANN wie für SCHAXEL m. E. noch das folgende Raisonnement. Für die Pflanzenzelle ist noch in keinem einzigen Falle einwandfrei gezeigt worden, daß eine wirkliche

[1]) Ich glaube übrigens, daß auch OLTMANNS (1889, S. 85) bei *Fucus* und *Ascophyllum* ganz ähnliches gesehen hat. Anfangs wollte er die Bilder für pathologische Erscheinungen erklären, kam dann aber davon ab und war nun zunächst um eine Erklärung verlegen.

Chromatinemission existiert. Ich sehe dabei ganz von den Fällen ab, bei denen lediglich aus gleicher Färbbarkeit des Kernchromatins mit nahe dem Nucleus im Cytoplasma gelegenen Bildungen Schlüsse gezogen wurden (z. B. TORREY 1902, S. 426, NICOLOSI-RONCATI 1912a). Unter dem Eindruck von GOLDSCHMIDTS zunächst sehr bestechenden Ausführungen habe ich s. Zt. selbst den oben gerügten Fehler begangen (TISCHLER 1906a, 1908), meinte ich doch, in den Tapetenzellen von *Ribes* und *Syringa* das Chromatin in Form von Chromidien austreten zu sehen. Und für die gleiche Zellart haben auch BEER (1905, 1912), TWISS (1910) sowie ARNOLDI und BOENICKE (1911) in ähnlicher Weise geirrt. Erst NĚMEC (1910a), LUNDEGÅRDH (1910a) und BONNET (1911a, 1912a) wiesen dann exakt unsern Irrtum nach. Jetzt bin ich überzeugt, daß hier Degenerationserscheinungen im Spiele sind, auf die wir weiter unten (Kap. 10) noch näher einzugehen haben[1]).

v. DERSCHAU (1904, 1907, 1908) glaubte schon immer an den Übertritt chromidialer Substanzen aus dem Kern innerhalb bestimmter „Lininfäden" ohne vorhergehende Lösung. Und an den Kernen des Embryosackwandbeleges von *Fritillaria*, denen der Pollen-Mutterzellen von *Lilium* wie der Sporen-Mutterzellen von *Osmunda*, in denen des embryonalen Gewebes von *Vicia Faba* usw. suchte er dann der STAUFFACHERschen Idee (1910a, 1911a) zum Siege zu verhelfen (v. DERSCHAU 1910, 1911, 1914, 1915, 1920), daß das Kernchromatin auf besonderen „Kernbrücken" ins Cytoplasma hinaustritt und in der Zelle nun „determinierend" wirkt. Ähnliches stellt sich auch Miss MERRIMAN (1913, 1916) vor, wenn sie eine Beeinflussung der Pyrenoidbildung bei *Spirogyra* durch den Kern statuieren will (vergl. auch Kap. 4b). Es ist wohl überflüssig, auf die zahlreichen sonstigen durchaus unkritischen Angaben über Chromatinaustritt einzugehen (z. B. JKENO (1898b), ARNOLDI (1900a), CHAMBERLAIN (1906) u. a. für die „jacket cells" von Gymnospermen, WELSFORD (1914) für die generativen Kerne bei *Lilium*-Pollen, DOP (1913b) für die Nuclei in den Embryosackhaustorien von *Veronica*, M. WILSON (1911), N. WALKER (1913) für die „Limosphärenbildung" aus den Kernen der Moos-Spermatozoiden. J. F. LEWIS (1909) für die Sporen-Mutterzellen der Rotalge *Griffithsia* oder M. BOUIN (1897) und WAGER (1898) sowie WAGER und PENNISTON (1910) für die Hefezellen bei der Gärung. Sie sind samt und sonders jetzt überholt. Ganz grobe Beobachtungsfehler haben auch eine Anzahl Autoren gemacht, wenn sie Austritt von Kernsubstanz ins Cytoplasma im Anschluß an „Kernwanderungen" beschrieben. Denn sie sahen durchweg nur durch die Fixierung bewirkte Erscheinungen (vergl. auch Kap. 4c).

Ein einziger Fall ist m. E. überhaupt nur noch diskutabel, in dem distinkte „Chromatinkörner" aus dem Kern ins Cytoplasma ausgestoßen zu werden scheinen. Es handelt sich da um die Kerne der *Heterodera*-Riesenzellen von *Pritchardia robusta*, von denen NĚMEC (1910a, S. 167, 283) berichtet. Die fraglichen Körner befinden sich direkt an der Kernmembran, so daß diese ein wenig nach außen aufgetrieben scheint. Diese Auftreibung nimmt dann den Charakter einer Varikosität an (Fig. 69 I

[1]) Die Annahme SCHÜRHOFFS (1916b), daß es sich hier um degenerierende „Phragmoplasten", d. h. Reste der Kernspindel, handelt, halte ich für unbegründet. Beobachtet wurden diese sonderbaren Bildungen in den Tapetenzellen zum ersten mal von MEVES (1904). Ihre Identifizierung mit „Mitochondrien" ist mir nicht sicher gestellt.

und II), bis die Körnchen den Eindruck machen, daß sie von außen die Kernmembran lose berühren oder frei neben ihr liegen. Das letztere ist ziemlich selten der Fall. Die Körnchen werden wahrscheinlich gleich nach dem Heraustreten ins Cytoplasma gelöst. Aber VEJDOVSKY (1912, S. 169) hat wohl recht, daß es sich doch auch hier um pathologische Vorgänge handelt. Die „Semipermeabilität" der Kernmembran ist wohl schon soweit verändert, daß durch ihre „Poren" selbst mikroskopisch sichtbare Körperchen hindurchtreten. Es ist also im Prinzip nichts anderes, als was wir für die Tapetenzellen auffanden und nur der Grad der Kerndegeneration ist ein wesentlich differenter. Und ferner war dort der ganze Zellstoffwechsel schon so gelähmt, daß die färbbaren Substanzen in der

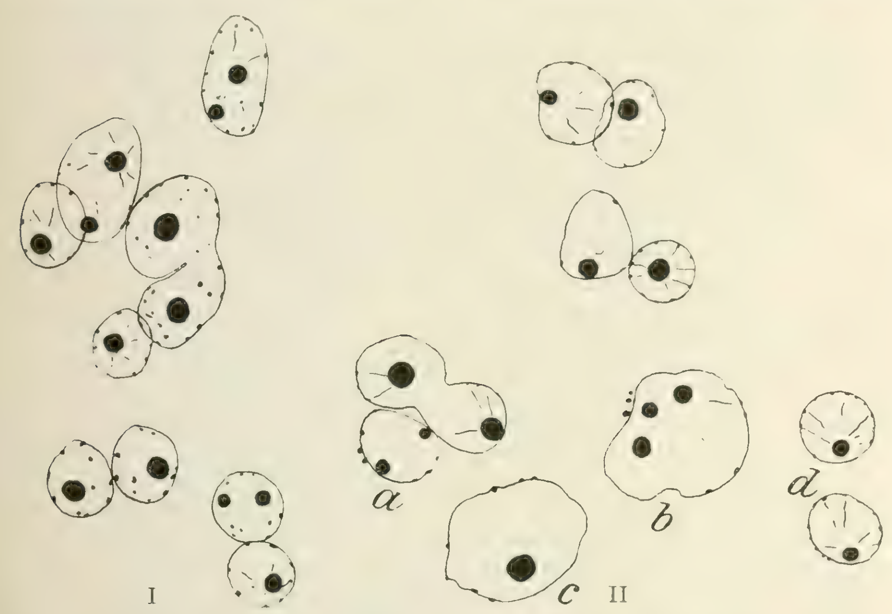


Fig. 69. *Pritchardia robusta.* I. Kerne aus jungen *Heterodera*-Riesenzellen mit zahlreichen Chromatinkörnern. II. Ältere Kerne mit austretenden Chromatinkörnern. (Nach NĚMEC.)

Zelle einfach liegen bleiben, während sie hier sofort gelöst werden. (Vgl. auch JOKL 1917 für die Kerne in den Zellen der sogen. „MÜLLERschen Körperchen" bei *Cecropia*.)

So dürfen wir denn wohl für die gesunde Zelle mit Sicherheit den Satz aussprechen, daß eine Ausgabe „ungelöster Chromatin-Körperchen" aus dem Kern nicht existiert (s. auch HEIDENHAIN (1907, S. 394), LUNDEGÅRDH (1910a, S. 316), BRÜEL (1915, S. 871). Nur werden wir später (Kap. 5c) hören, daß in einigen Fällen, in denen allein ein Teil des Kernes bei der Kernteilung verbraucht wird, der Rest ins Plasma gelangen muß. Dann handelt es sich aber immer um ein zuvoriges Aufhören des durch eine Membran abgeschlossenen Systems. (Vergl. auch Kap. 11 über das sog. Akaryoten-Stadium bei Plasmodiophoraceen und Chytridiaceen.)

Es bleibt eben allein die Diffusion gelöster Stoffe übrig. Freilich könnte nachfolgende Fixierung sie wieder ausfällen, sofern sie chemisch

noch nicht durch die Lösung allzusehr verändert sind. Und das mag dann Anlaß zu Täuschungen gegeben haben. Aber darum ist doch kein „Chromatin" ausgewandert. Und so auch dürfen wir nur GODLEWSKIS (1918) Angaben verstehen, der aus der beträchtlichen Verringerung der Kerndimensionen im Lauf der Eireifungsprozesse bei Echinodermen auf eine starke Auswanderung der Kernsubstanzen ins Plasma schließt. Es mag sein, daß der Charakter der Nucleoproteide auch einmal weniger tief verändert werden kann, als es uns zunächst vorschwebt. Aber wir hörten ja oben (S. 40), daß zum mindesten hochzusammengesetzte „Bausteine" dieser Eiweißverbindungen im Cytoplasma lokalisiert sein können.

Einen solch direkten Austritt von Eiweißstoffen sah ZACHARIAS (1902) in der lebenden Zelle, wenn er Pollenmutterzellen mit Zuckerlösung plasmolysierte: es wurde dann nämlich ein „Hof" zwischen Kern und Cytoplasma gebildet, der nicht nur aus Wasser, sondern auch aus nichtdiffundibeln Eiweißstoffen bestand. Spätere Behandlung ließ, zumal bei *Aloe subferox*, darin Gerinnungserscheinungen wahrnehmen, d. h. das Eiweiß wurde jetzt ausgefällt.

Weit häufiger kann man sich von dem Austritt gelöster Stoffe indirekt überzeugen. Einmal, aber das wären vielleicht weniger stichhaltige Indicien, wird das Auftreten besonderer Strukturen im Cytoplasma, wie der „basophilen Körnchen" oder gewisser „ergastoplasmatischer Bildungen" (M. u. P. BOUIN 1899, ORMAN 1912/13 usw.) sowie gewisser Stoffwechselprodukte als „the result of indirect nuclear activity" (MACALLUM 1908 b) damit in Zusammenhang gebracht. Ja, wir werden sehen (Kap. 5), daß im Leben sehr vieler Zellen, nämlich bei der Kernteilung, bestimmte Erscheinungen auftreten („Polkappen", „Spindelsubstanz"), die auf einer solchen Interaktion zwischen Kern und Cytoplasma beruhen. Und ein interessanter Pilz, *Bacillopsis stylopygae*, zeigt, daß evtl. eine ähnliche „Substanzveränderung" des Cytoplasmas auch zur Zeit der „Kernruhe" erfolgen kann. PETSCHENKO (1908, S. 366) gibt nämlich für diesen Organismus an, daß das spumoide Cytoplasma plötzlich homogen würde, sowie Kernsubstanz ausgetreten sei. „La structure morphologiquement homogène du protoplasma correspond à des états physiologiques où les échanges qui ont lieu dans la vie cellulaire entre le caryoplasme et le cytoplasme vont en augmentation".

Vor allem aber wissen wir, daß die Kerne oft „Anlockungsmittel" für andere Zellkonstituenten bilden können. Von der Anziehung der eingedrungenen Haustorien hörten wir schon oben (S. 118). Und wir haben dort bereits von Chemotropismus gesprochen. Noch weit schlagender aber ist es von SENN (1908, S. 70, 254, 263) für die „Karyostrophe" der Plastiden ausgeführt. Der Baseler Forscher greift die alte Beobachtung SCHIMPERS (1885, S. 205—208, 221) auf, daß sich häufig die Plastiden unmittelbar um den Nucleus lagern. Und er vermochte sie durch Veränderung der Außenfaktoren (bei intensivem Licht wie bei völliger Dunkelheit, aber auch bei Plasmolyse) sofort hervorzurufen. Ein gutes Experimentalobjekt bot sich im Protonema von *Leptobryum pyriforme* dar. Nach Entstärkung der Chloroplasten im CO_2-freien Raum trat die „Systrophe" früher ein als gewöhnlich: die Empfindlichkeit der Anziehung wuchs jedenfalls mit der Abnahme des Stärkegehalts in der Zelle. SENN glaubt wohl mit Recht, daß der Kern in diesem Falle als „letzte

Nahrungsreserve in Anspruch genommen" wird, da er Stoffe ausscheidet, die chemotaktisch anziehend wirken. Auch in den Palisaden-Zellen verdunkelter *Dipsacus*-Blätter zeigte sich Gleiches. Die anziehende Wirkung des Nucleus kam aber nur dann zur Geltung, wenn der „Fugenreiz" sehr schwach ist, d. h. die Chloroplasten nicht von den an lebende Nachbarzellen grenzenden „Fugenwänden" zurückgehalten werden. Und ähnlich beschreibt SENN auch neuerdings (1919, S. 130) noch ganz die gleiche chemotaktische Anziehung bei marinen Phaeophyceen. Daß auch die Leukoplasten die Neigung haben, sich um den Kern zu scharen, ist altbekannt. Man denke nur an die für die mikroskopischen Übungen von Anfängern so gern herangezogenen Epidermen von *Tradescantia*-Blättern.

Daneben aber meint doch auch SENN (1919, S. 89) zu sehen, daß nicht alle Karyostrophen in dieser Weise chemisch erklärt werden können. Ist z. B. die Zelle von *Biddulphia pellucida* ganz besonnt, tritt sofort die Plastidenbewegung zum Kern ein, ist sie nur zum Teil besonnt, erfolgt die Verlagerung bedeutend später. Und es läßt sich wohl kaum annehmen, „daß der besonnte Zellkern den vom besonnten Plasma auf die Chromatophoren ausgeübten Reiz für die im diffusen Licht befindlichen Chromatophoren abgeschwächt habe. Aber auch für eine Steigerung dieses Reizes durch den Zellkern fehlen alle Anhaltspunkte". Vielleicht kann hier die Temperatur auf die Produktion der anzunehmenden emittierten Kernstoffe einwirken und SENNS Beispiel läßt sich doch auf Chemotaxis zurückführen (vgl. auch weiter unten Kap. 4b).

Ein Hauptgegner der Lehre von der chemischen Natur der Plastidenanziehung an den Kern ist KÜSTER. Dieser Forscher hatte selbst (1906a), schon früher gefunden, wie hyper- resp. hypotonische Flüssigkeiten, in denen die Zellen liegen, von großem Einfluß auf die Verlagerungen werden können. Und später wies er darauf hin (1910a), wie auch unzweifelhaft „tote" Gebilde, z. B. Eiweißkristalle, sich in gleicher Weise um den Kern scharen können. Er meint, daß eine Erklärung eher im Anschluß an die Ausführungen RHUMBLERS über Auftreten von „Druckgefällen" möglich sei. Darnach müßte an gewissen Stellen eine lokale Verdichtung des Cytoplasmas eintreten, vielleicht weil der Kern wasserentziehend wirkt. Dadurch aber könnte dann ein Hintreiben der in dem wasserreicheren Plasma liegenden Körper nach der verdichteten Partie bewirkt werden.

LUNDEGÅRDH (1910a, S 333) tadelt an dieser Erklärung, daß sie rein physikalisch gehalten sei und zu wenig die chemische Wechselwirkung berücksichtige, muß aber zugeben, daß wir über den Chemismus nicht viel wüßten. An anderer Stelle (1912b, S. 51) tritt er selbst für die chemische Anziehung der Plastiden gegen den Kern hin ein. Das war ja auch uns für die meisten Fälle das Wahrscheinlichste, wenngleich wir damit nicht behaupten wollen, daß die Bewegungen auf diese Weise restlos erklärt werden.

Zum Schluß sei nochmals an unsere oben (S. 109 ff.) vorgebrachten Vorstellungen erinnert, daß die Kerne Fermente ausscheiden, durch die der Stoffwechsel der Zelle in erster Linie „geleitet" würde.

Aber viel waren wir ja auch hier nicht über die Formulierung der Hypothesen hinausgekommen. Und der resignierte Satz FITTINGS (1919, S. 14) in seinem letzten Résumé bleibt so im Grunde ziemlich gerechtfertigt, wenn er sagt: „Welchen Anteil der Zellkern an den Lebenserscheinungen des Protoplasten nimmt, ist noch ganz unbekannt; jedenfalls

aber ist er zum Bestand des Lebens in kernhaltigen Zellen nötig". RHUMBLER wollte demgegenüber bereits 1904 viel positiver definieren: „Der Kern faßt nicht unmittelbar mit einer mechanischen Kräfteart bei der Arbeit der Zellen mit an, er ist an sich kein mechanisches Kraftcentrum für die Zelle, kein Maschinenteil in der Zellenmaschine, sondern er ist ein Magazin, ein Lieferant von Stoffen. Indem dieser Stofflieferant überall mit seinen Lieferungen in die chemischen Umsetzungen der Zelle bestimmend eingreift, bestimmt er auch die Größe der in den Zellen enthaltenen Spannungen und bestimmt schließlich auch hiermit diesen Endeffekt, er greift also chemisch in die mechanische Arbeit der Zelle ein." Das ist eine Arbeitshypothese, die nach allem, was wir ausgeführt haben, uns selbst sympathisch sein muß, aber sie ist auch heute leider noch nicht in nennenswerterem Maße bewiesen als vor 17 Jahren.

Der beste Weg, um über die Bedeutung des Nucleus für das Zellleben ins reine zu kommen, wird vielleicht der sein, daß wir Zellen studieren, denen wir künstlich den Kern genommen haben. Es gibt nun in der Tat einige Methoden, durch die wir eine Enucleierung der Zelle erreichen, ohne sie dabei abzutöten. G. KLEBS (1887, 1888) vermochte das zuerst durch Plasmolyse mit 16—25 % Rohrzuckerlösung zu erreichen. Die Protoplasten von *Zygnema* oder *Spirogyra* konnten dabei in mehrere Stücke zerfallen, und es zeigte sich, daß nur dasjenige, das einen Kern besaß, eine neue Cellulosehaut abscheiden konnte. Auch die anderen Stücke blieben nach KLEBS noch längere Zeit lebendig, sie konnten sogar assimilieren und ihre Stärke veratmen. Aber darum zeigten sich doch auch Differenzen gegenüber den kernhaltigen Plasmapartien. Gerade bei *Zygnema* konnte nämlich die gebildete Stärke nicht mehr genügend veratmet werden, so daß schließlich die kernlose Zellhälfte größtenteils mit Stärke dicht vollgepackt war. Das läßt uns wieder an LOEBS Hypothese von dem Kern als Producenten von Oxydasen denken (vgl. oben S. 109). Ganz die gleichen Beobachtungen bezüglich der Unfähigkeit der Cellulosebildung zeigten plasmolysierte und ihres Kernes beraubte Plasmateile von *Oedogonium* und von Moosblättern *(Funaria)*. Hier waren sogar die kernhaltigen Teile allein überhaupt fähig, Stärke zu bilden, trotzdem die kernlosen bis zu sechs Wochen am Leben bleiben konnten.

G. KLEBS konnte so in exakter Weise eine mehr gelegentliche Beobachtung von SCHMITZ (1879 c, S. 305) bestätigen, wonach bei Siphoneen-Zellen *(Valonia, Siphonocladus)*, deren Inhalt teilweise ausgetreten war und sich zu kleinen kugelförmigen Neubildungen abgerundet hatte, nur diejenigen Teile sich neu „umhäuten" konnten, die einen oder mehrere Kerne besaßen.

Ungefähr gleichzeitig mit G. KLEBS kam auch HABERLANDT (1887, S. 83) zu ganz ähnlichen Schlüssen. An *Vaucheria terrestris* und *sessilis* traten nach dem Anschneiden der Zellfäden eine Anzahl von Plasmaballen aus, deren Größe und Inhalt natürlich beträchtlichen Schwankungen unterworfen war. Nur wenn ein oder mehrere Kerne darin enthalten waren, vermochten sie eine neue Cellulosehaut zu bilden. Merkwürdigerweise waren die Membranen allerdings von verschiedener Beschaffenheit. Eine Erklärung ließ sich hierfür nicht geben; denn die Zahl der Nuclei schien ohne Einfluß darauf zu sein. Gerade das Nacktbleiben der kernlosen Teile bestätigte SCHMITZs Angaben aufs schönste. Auch wo im

„natürlichen Experiment“ (HABERLANDT 1889) ein Protoplast in mehrere zerfällt, wie zuweilen in wachsenden Haarzellen von *Bryonia*, *Sicyos* und *Momordica*, konnte allein an den kernhaltigen Stücken die Bildung von Celluloseabscheidungen beobachtet werden. Schließlich bestätigte HABERLANDT (1887, S. 117) auch G. KLEBS' Beobachtung, daß kernfreie Stücke von *Funaria* keine Stärke mehr zu bilden vermögen. Er zeigte indes mit Hilfe der ENGELMANNschen Bakterien-Methode, daß sie noch CO_2 assimilieren konnten.

Bald kam die Opposition gegen die KLEBS-HABERLANDTsche Lehre von zwei Seiten, und zwar von PALLA (1889, 1890) und ACQUA (1891). Beide arbeiteten mit Pollenschläuchen verschiedener Pflanzen (*Leucojum*, *Galanthus*, *Scilla*, *Hyacinthus*, *Gentiana*, *Hemerocallis*, *Dictamnus* und *Cytisus*). Hier war es leicht, Portionen abzusondern, die keinen Kern enthielten, ja bei *Scilla*, *Cytisus* und *Dictamnus* sah PALLA diese noch nachträglich zu einem mehr oder weniger großen Schlauch auswachsen, nachdem sie isoliert waren. Sonderbarerweise vermochten sie aber trotz ihrer Kernlosigkeit sich mit Cellulose zu umhäuten. Dasselbe war der Fall bei Wurzelhaaren (*Sinapis*) und Rhizoiden (*Marchantia*), welche PALLA plasmolysiert und nach KLEBSscher Methodik in kernhaltige und kernfreie Stücke zerlegt hatte. Selbst gewisse Algen (*Oedogonium*) zeigten nach Plasmolyse Bilder, die gegen KLEBS und HABERLANDT zu sprechen schienen. ACQUA vermutete indes schon, daß die benachbarten kernhaltigen Teile noch ihren Einfluß auf die Wandausbildung auszuüben vermochten. Und TOWNSEND (1897) vermochte diese Vermutungen durchaus zu bestätigen. An seinen Objekten bewies er, daß nirgendwo Cellulosesubstanz vom Cytoplasma ausgeschieden werden konnte, „das dem Einfluß des Zellkernes entzogen“ war. Solcher Einfluß war selbst da noch vorhanden, wo nur eine ganz dünne, kaum merkliche Plasmaverbindung zwischen den beiden Plasmastücken hergestellt blieb. So glaubte er, PALLA und ACQUA hätten derartige morphologische Beziehungen für ihre Fälle nur übersehen (vgl. PFEFFER 1897, S. 45, s. a. Fig. 70).

Doch sahen im gleichen Jahr bereits GRÜTTNER (1897) an plasmolysierten Wurzelhaaren, Blattparenchym (*Vallisneria*) und Algenzellen (*Zygnema*, *Spirogyra*) und später nochmals PALLA (1906) und ACQUA (1910) an alten und neuen Objekten (*Urtica*haare), daß TOWNSENDS Verallgemeinerungen unzutreffend waren. Ja ACQUA fand sogar, daß der Kern gerade von einem Stück besonders ausgeschlossen werden konnte und doch eine Wandbildung darum eintrat. Ebenso gelang es auch neuerdings BOBILIOFF-PREISSER (1917b) zu zeigen, daß bei zahlreichen Pollenschläuchen nicht nur die kernlosen Teile sich mit Membran umgeben konnten, sondern sogar ein stärkeres Längenwachstum aufwiesen. Besonders günstig hierfür erwies sich der Pollen von *Aesculus Hippocastanum*. Allerdings waren die kernfreien Stücke nicht lange lebensfähig, sondern sie platzten bald infolge zu starker Wasseraufnahme. Schon COUPIN (1909) war es übrigens aufgefallen, daß ein Längenwachstum in Haaren noch stattfinden konnte, wenn der Kern degeneriert war.

Da bleibt wohl nur eine Möglichkeit übrig, diese abweichenden Resultate mit G. KLEBS', HABERLANDTS und TOWNSENDS Befunden zu versöhnen. Bereits PALLA (1890, S. 326) hat sie ausgesprochen, und wir wollen uns ihr anschließen. Es gehören zur Celluloseabscheidung

irgendwelche Fermente, die vom Kern geliefert werden. Aber diese können auch schon, bevor sie direkt „gebraucht“ werden, ins Cytoplasma abgeschieden werden. Befinden sie sich nun zufällig in einem Cytoplasmabezirk, der von einem kernhaltigen abgetrennt wird, so kann die neue Zellwand sich hier doch ungestört bilden. Eine unmittelbare Nähe des Kerns ist jedenfalls nicht nötig (vgl. auch HABERLANDT 1918a).

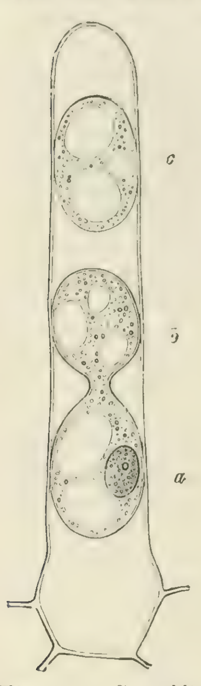


Fig. 70. *Cucurbita Pepo.* Wurzelhaar plasmolysiert in 10% Traubenzucker. Nach drei Tagen hat sich um die den Kern enthaltende Plasmapartie (a), sowie um die damit in Verbindung stehende Portion (b) eine neue Zellhaut gebildet. Eine solche ist dagegen nicht um das isolierte kernlose Stück (c) entstanden. Vergr. 480. (Nach PFEFFER.)

Inzwischen hatte man noch mit anderer Methodik vermocht, kernfreie Zellen zu erzeugen. GERASSIMOFF (1890, 1892, 1896, 1899, 1901, 1902, 1904b, 1905a u. b) nämlich hatte durch Abkühlung oder durch Anästhesierung bei *Spirogyra*, *Sirogonium* und *Zygnema* die normale hier vorhandene Abhängigkeit zwischen Kern- und Zellteilung aufheben können, VAN WISSELINGH (1903, 1904a u. b) erreichte ähnliches durch Anwendung von Chloralhydrat. Und neben Zellen mit doppelter Kernmasse waren in ihren Kulturen auch solche ganz ohne Nuclei aufgetreten. Es wurden dabei die Beobachtungen G. KLEBS' und HABERLANDTS bestätigt, wonach CO_2 auch ohne Kerne assimiliert werden und zu Stärke umgesetzt werden konnte, und ebenso sah man die mangelhafte Veratmung (namentlich GERASSIMOFF 1904b). Ja die Autoren glaubten selbst an die Möglichkeit eines Längenwachstums (GERASSIMOFF 1892, S. 116, 1901, S. 194, VAN WISSELINGH 1904b), wenn es auch nur schwach sei. Den Einwand FITTINGS (1902), daß es sich wohl nur um eine Dehnung infolge von Turgor-Erhöhung[1]) handeln könne, erkennt GERASSIMOFF nicht an (1905b). Und VAN WISSELINGH (1904b) sah sogar, daß eine Zellteilung unter Umständen genau so wie in kernhaltigen Zellen durchgeführt werden kann.

Ganz die nämlichen kernlosen Zellen erreichte bei den genannten Algen-Species VAN WISSELINGH (1909) durch Centrifugieren der Fäden. Die Kerne werden dabei (s. oben S. 4) an ein Zellende geschleudert, aber die Zellwand vermochte sich an der „alten“ Stelle auszubilden, sofern sie bereits angelegt war. Auch hier ließ sich die relative Unabhängigkeit der Stärkebildung und die gestörte Dissimilation dieser Kohlehydrate beobachten. Und der holländische Autor folgert denn auch, genau wie wir das soeben taten, daß der Kern normal einen Stoff abgeben muß, der die Stärke umsetzt. In kernlosen Zellen kann analog dem, was wir über Zellhautbildung hörten, wenigstens noch eine Art „Nachwirkung“ vorhanden sein, sofern schon etwas von dem hypothetischen Ferment ins Cytoplasma diffundiert war. Sehr interessant ist auch die

---

[1]) Diese findet sich übrigens nicht durchweg ein (VAN WISSELINGH 1909, S. 175). Immerhin kann bei plötzlicher Sistierung des Wachstums der Turgor auch hier vorübergehend zunehmen.

Konstatierung, daß in der kernlosen Zelle sich Fett ausbilden konnte, das der normalen vegetativen Zelle fehlte. Auch das läßt auf einen in andere Bahnen gelenkten Stoffwechsel schließen.

Noch einmal (1915, S. 209) kommt VAN WISSELINGH auf die kernfreien *Spirogyra*-Zellen zurück, die außer im Experiment gelegentlich in der freien Natur gefunden werden können. Er bemerkte nämlich an diesen wie an experimentell erhaltenen, daß, sofern auch keine Chloroplasten in der Zelle waren, der Gerbstoffgehalt stets zunahm. Das ist um so auffallender, als anfangs stets eine Abnahme eintrat, die ungefähr eine Woche nach dem Centrifugieren sehr merkbar war. Darnach aber erfolgte das Ansteigen der Tanninmengen, und zuletzt konnten sie ebenso wie die Stärkemengen recht beträchtlich sein. Daraus darf man wohl schließen, daß der Gerbstoff sicherlich nicht unmittelbar durch Vermittlung der Kerne oder Chloroplasten gebildet wird, daß er aber ebenso wie die Stärke eine Art Baustoff darstellt, der bei Abwesenheit des Kerns nicht verbraucht werden kann.

Von kleineren Mitteilungen über kernlose Zellen seien noch v. PROWAZEKS (1907) Ausführungen genannt, wonach bei Verwundung von *Bryopsis*, *Cladophora*, *Vaucheria* und *Mougeotia* Plasmaballen austreten können und diese sich, sofern sie kernhaltig sind, mit einer Membran umgeben. Damit werden also SCHMITZS und HABERLANDTS alte Beobachtungen bestätigt. Auch kernfreie Teile schienen zwar das Gleiche tun zu können. Aber dann handelte es sich um keine echten Cellulosewände, sondern nur um sogenannte „Niederschlagsmembranen".

Ferner lesen wir bei KUNKEL (1914, S. 41), daß gelegentlich an den Keimschläuchen bei den Promycelien von *Caeoma nitens* auch im Rahmen des normalen Geschehens sich kernlose Zellen auszubilden vermögen. Über ihr Schicksal erfahren wir aber nichts. Endlich erreichte neuerdings nochmals HABERLANDT (1919) bei *Helodea* kernlose Zellen nach der alten Methode durch Plasmolyse sowie (1921, S. 29) in Haaren von *Pelargonium* nach leichter Verwundung. Die Stärke konnte wieder nicht mehr aufgelöst werden, die Dissimilation war also in ähnlicher Weise gestört, wie wir das vorher erfuhren.

So dürfen wir denn resumierend erklären: Aus den Versuchen mit kernlosen Zellen hat sich ergeben, daß oft die Produktion von Cellulose ganz unterbleibt, im übrigen wohl nur als „Nachwirkung" auftritt und daß ebenfalls das Fehlen bestimmter kohlehydratlösender Enzyme anzunehmen ist. Aber der Satz, den FARMER (1907b, S. 447) ausspricht, daß bei fehlendem Nucleus „synthetic and secretory activities disappear", ist nur „cum grano salis" zu verstehen. Denn einmal wissen wir, daß auch bei Gegenwart eines Kerns noch nicht ohne weiteres Membranbildung einzutreten braucht, wie jede unbehäutete, unbefruchtete Eizelle klar erweist (KÜSTER 1908, S. 508), dann aber auch, daß manche Synthese doch auch ohne den Kern möglich bleibt, wie ja gerade die Stärkebildung. Und andere Lebenserscheinungen sind sicherlich ganz unabhängig vom Nucleus. Die Plasmaströmung wird z. B. in kernlosen Zellen gar nicht sistiert, ja sie kann sogar an Intensität zunehmen (PFEFFER 1890, S. 279, GERASSIMOFF 1890, 1892, 1896, MIEHE 1901, VAN WISSELINGH 1909, BOBILIOFF-PREISSER 1917b). Und die Lebenszeit derartiger Zellen kann oft noch wochenlang währen. GERASSIMOFF (1904b) sah z. B., daß seine kernlosen *Spirogyra*-Zellen

im Winter bis zu 6 Wochen am Leben bleiben konnten. Ganz die nämliche Zeit hatte ja G. KLEBS (1887, 1888) die gleichen Zellen von *Funaria* lebend gehalten. Während des ganzen Zeitraums müssen doch sicherlich viel Assimilationen und Dissimilationen vor sich gegangen sein. Ja bei Pollenschläuchen und vielleicht auch Wurzelhaaren (COUPIN 1909) konnte unter Umständen sogar Wachstum von kernlosen Teilen erfolgen (s. oben); vgl. auch den Aufsatz von KÜSTER (1909a, S. 9).

Irrigerweise wurden lange Zeit die Siebröhren für kernlos gehalten. Die Behauptung geht auf WILHELM (1880) zurück, der dies für *Vitis* und *Cucurbita* hatte beweisen wollen. E. SCHMIDT (1882, S. 461) hatte sogar bei *Victoria regia* die Kernauflösung im einzelnen zu verfolgen geglaubt und gemeint, daß das Siebröhrenglied, in dem sich solches abspielt, selbst noch beträchtlich wachsen könne und nach wie vor völlig wohlerhalten aussähe. Ebenso haben in der Folgezeit GUIGNARD (1881a), KALLEN (1882), A. FISCHER (1886), LECOMTE (1889)[1], STRASBURGER (1891, S. 68, 194, 249, 289 usw.), ZACHARIAS (1895, S. 223), SCHAAR (1898) und STRUMPF (1898) die entwickelten Siebröhren für kernlos gehalten. MOLLIARD (1897, S. 43) freilich beschrieb in denen von *Allium* stark hypertrophierte, polymorphe Nuclei und weiß nichts von deren völligem Verschwinden. Aber erst E. W. SCHMIDT (1913, 1917) hat neuerdings nachgewiesen, daß die Annahme der Kerndegeneration in den Siebröhren eine irrige war. Sowohl bei *Cucurbita* wie bei *Victoria*, *Trapa* usw. bleibt der Kern entgegen den älteren Beobachtungen erhalten.[2])

Einer Nachprüfung bedürftig erscheinen auch die Beobachtungen von KEEBLE und GAMBLE (1908), wonach bei *Chlamydomonas*, die mit *Convoluta Roscoffensis* in Symbiose lebt, der Kern öfters ganz degenerieren kann und das Leben der betreffenden Zellen dann durch die Nachbarzellen gewährleistet wird. Sehr wahrscheinlich klingt diese Angabe zunächst gerade nicht.

Für tierische Zellen vergleiche man auch HEIDENHAINS (1907, S. 62 ff.) Zusammenfassung, im speziellen sei ferner auf die Ergebnisse von A. GRUBER (1885/86), HOFER (1890), VERWORN (1891) verwiesen. Näher können wir freilich auf sie nicht eingehen. Nur möchte ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, daß bei gewissen Amöben und auch bei *Euglena* nach DANGEARD (1896a, 1902b, 1910a) die Kernlosigkeit auf interessante Weise zustande kommen kann, nämlich dadurch, daß ein Parasit in die Zelle dringt und den Kern aufzehrt.

Bei der pflanzlichen *Euglena* war es ein Bacterium (*Caryococcus hypertrophii*), das anfangs den Kern zu extremer Hypertrophie brachte, aber schließlich fast alle Kernsubstanz vernichtete. Dessenungeachtet konnten die Euglenen noch wochenlang leben und sich bewegen. Und

---

[1]) LECOMTE wies indes darauf hin, daß bei *Cucurbita maxima*, *Impatiens japonica*, *Vitis vinifera* und *V. Labrusca*, *Macropiper excellens* usw. doch nicht selten noch gesunde Kerne zu sehen wären, auch wenn die Siebröhren bereits völlig ausgewachsen sind. Freilich glaubte er für die Mehrzahl der Fälle an eine völlige Degeneration der Nuclei.

[2]) Auch HUNZIKER (1920, S. 45) bestätigte zwar neuerdings, daß in den Siebröhren von *Rafflesia* anfangs ein Kern noch vorhanden sein kann, sieht ihn indes später, genau wie SCHAAR (1898) in Degeneration eintreten.

als die Chloroplasten zerstört wurden und die CO_2-Assimilation aufhörte, da vermochte die *Euglena* sich „tierisch“, also ausschließlich saprophytisch, zu ernähren.

So können die Beobachtungen an kernlosen Zellen schon jetzt eine Reihe von wichtigen Problemen und Fragestellungen ermöglichen. Wenn wir von den Bewegungen des Kerns in der Zelle sprechen (Kap. 4c), werden sich uns noch weitere Gesichtspunkte für die Tätigkeit der Kerne ergeben.

Ein paar Worte wollen wir nur noch an dieser Stelle über das Schicksal isolierter Kerne sprechen. Nach allem, was wir bisher ausführten, wird man es von vornherein für nötig halten, daß die Nuclei zur Entfaltung ihrer „Funktionen“ zugehöriges Cytoplasma brauchen. Und wir werden uns nicht wundern, wenn sie ohne solches bald absterben[1]). Immerhin beobachtete bereits G. KLEBS (1883, S. 254), daß man bei *Euglena Oxyuris* den Kern aus seinem Plasma unversehrt herausdrücken könne, „und hat man vorher sehr verdünnte Salzlösungen zugefügt, so bleibt der Kern längere Zeit vollkommen wie lebend, in seiner Struktur unverändert und nimmt indifferente Farbstoffe wie Indigkarmin nicht eher auf, bis er vorher getötet wird“. Auch nach ACQUA (1891, S. 34, 1910, S. 47) können isolierte generative Kerne aus Pollenschläuchen von *Hyacinthus* und *Leucojum* 3—6 Tage in Zuckerlösung am Leben bleiben, ja selbst zum großen Teil noch eine Erhöhung der Zucker-Concentration von 15—20% auf 40% ertragen und sich dem neuen Milieu anpassen. Sowie Speicherung von Methylenblau eintrat, konnte erst mit dem Tode der Kerne gerechnet werden. „Regenerationserscheinungen“ der Form, daß etwa Cytoplasma produziert wurde, waren nie zu beobachten. LUNDEGÅRDH (1910a, S. 289) meint dazu, daß dies aber nicht unbedingt zu bedeuten brauche, daß der Kern Protoplasma nicht produzieren könne, sondern es kann von anderen unvermeidlichen Ursachen abhängen, die mit dem Herausreißen einer Teilmaschine aus ihrem natürlichen Milieu verknüpft sind, also herabgesetzter Assimilationstätigkeit, beschleunigter Autolyse usw.

Schließlich hat SAUVAGEAU (1911) das Schicksal der überzähligen bei der Oogon-Entwicklung von *Cystosira* ausgestoßenen 7 Kerne näher verfolgt. Sie konnten noch 2—3 Tage am Leben bleiben, zumal sie durch eine „Schleimmembran“ gegen Bakterienangriffe geschützt waren. Einmal vermochte sogar ein solcher isolierter Kern noch mit einem Spermatozoon zu kopulieren. Ja der Eikern, der bereits unregelmäßige Form anzunehmen begann, bekam unter dem Einfluß des ♂ Gameten wieder seine normale Gestalt und der „diploid“ gewordene „Zygoten“-Kern konnte sogar noch einen weiteren Tag am Leben bleiben.

b) Die Beziehungen des Kerns zu Plastiden, Centrosomen und Blepharoplasten

Inhalt: Das Problem des nucleären Ursprungs der Plastiden. Gesetzmäßige Lagerung zwischen Kern und Plastiden. Chemische Beziehungen zwischen beiden. Morphologische Verbindung zwischen Kern und ausgewachsenen Plastiden. — Die Herkunft von Centriolen aus dem Kern. Die Blepharoplasten der männlichen Sexualzellen

[1]) Die Hypothese, wonach gewisse niedere Organismen isolierten Kernen entsprächen, soll uns in Kap. 11 noch näher beschäftigen.

und die Beziehungen zum Zellkern. Frage ihres nucleären Ursprungs sowie ihrer späteren Verbindung beim Auswachsen des Cilienbandes. Der „chromatoide Nebenkörper“ der Spermatozoiden. Verbindung zwischen Cilien und Kern.

SCHIMPER (1883, 1885) und A. MEYER (1883) haben die Lehre fest begründet, daß alle Plastiden immer nur aus ihresgleichen hervorgehen können; und auch da, wo ein direkter Beweis wegen der Kleinheit der fraglichen Gebilde schwer zu erbringen war, hat man nach Analogie auf die völlige Selbständigkeit der Plastiden geschlossen. Hier und da (vgl. die Zusammenstellung bei NĚMEC 1910a, S. 273) wurden zwar Stimmen laut, die sich gegen die Lehre aussprachen, aber ein wirklicher Beweis gegen sie wurde nirgends geliefert. Uns interessieren in erster Linie die Versuche, die Plastidenentstehung auf den Zellkern zurückzuführen. SCHMITZ (1882, S. 173) betonte zwar schon sehr energisch, daß das ausgeschlossen erscheint, aber neuerdings begann man doch auf einigen Seiten angebliche Beweise für den Nuclearursprung zusammenzustellen. MOROFF (1909) war wohl der erste, der dies mit dem Rüstzeug der neueren Mikrotechnik versuchte, trotzdem er „bei mündlichen Besprechungen auf eine sehr große Opposition von der Seite der Botaniker stieß“. Auf seine Anregung hin hat dann J. SCHILLER (1909a u. b) sich des Problems angenommen, und er meinte auch in der Tat, den allmählichen Austritt der „Chromidien“, d. h. der chromatischen Partikel aus dem Kern, zu sehen und „in lückenlosen Übergängen“ deren Entwicklung bis zu fertigen Plastiden zu beobachten. STAUFFACHER (1910b) glaubte gleichfalls, daß an Chloroplasten und in ähnlicher Weise auch an den tierischen Erythrocyten sich der nucleäre Ursprung beweisen lasse. Das „Basichromatin“ soll sich extranuclear angeordnet haben, um eine für katalytische Prozesse besonders günstige Lage zu erhalten. Endlich ist auch V. DERSCHAU (1909, 1910, 1911, 1914, 1915) davon überzeugt, daß die Plastiden unbedingt ihren Ursprung aus dem Kern nehmen müssen. Er bildet für zahlreiche Pflanzen den allmählichen Austritt der „Leukoplasten“ aus dem Kerne ab und beschreibt sogar deren späteres Ergrünen durch Einlagerung von Chlorophyll. So weit ich sehe, haben V. DERSCHAUS Arbeiten bei den Fachgenossen kaum Erwähnung gefunden[1]), nur ARNOLDI (1913) steht für die von ihm studierte *Dictyosphaeria* der Lehre von dem nuclearen Ursprung der Plastiden nicht ablehnend gegenüber. Ich bin überzeugt, daß SCHILLER und V. DERSCHAU einem Irrtum zum Opfer gefallen sind.

So ist denn SCHIMPERS und MEYERS eingangs skizzierte Beweisführung wohl noch ganz unerschüttert — auf die „Chondriosomen-Forschung“ gehe ich hier absichtlich nicht ein[2]), um so mehr als auch ein so kritischer Forscher wie NĚMEC (1910a) bei sehr eingehendem Studium nichts gegen sie vorzubringen vermochte. Aber damit ist noch nicht gesagt, daß gar keine Beziehungen zwischen Zellkern und Plastiden vorhanden wären.

[1]) Wenn STAUFFACHER (1914, S. 476) in *Chrysanthemum*-Zellen den Kern in dem Maße kleiner werden sieht, als die Zahl der ihn umlagernden Chloroplasten sich vergrößert, so kann man daraus natürlich noch keinen Schluß für SCHILLERS und V. DERSCHAUS Lehre ziehen.

[2]) Vgl. die neueste Behandlung des Gegenstandes bei A. MEYER (1920) und K. NOACK (1921) und die hier zitierte Literatur. — Siehe auch das betreffende Kapitel in Abschnitt I, 1 A dieses Handbuches. (Der Herausgeber.)

Wir haben im vorigen Kapitel (4a) auf die häufigen „Karyostrophen“ hingewiesen (S. 140). Und wenn wir die ältere und neuere Literatur durchmustern, haben wir zahlreiche Beispiele für gesetzmäßige Lagerungen zwischen Kern und Plastiden. Speziell für die Algen lesen wir bei SCHMITZ (1882, S. 22—24), daß bei Desmidiaceen und Zygnemaceen Kerne und Chloroplasten meist regelmäßig zueinander gruppiert wären. Neuerdings bestärkt das Miss CARTER (1919a, S. 223) noch mit dem Hinweis, daß der Zusammenhang zuweilen selbst bei Centrifugenbehandlung nicht gelockert zu werden braucht, so z. B. bei *Cosmarium*. Aber auch (SCHMITZ 1882) „in anderen Algengruppen in Zellen mit einzelnem großem Chromatoplast liegt nicht selten der Zellkern in bestimmter konstanter Stellung zu dem letzteren, z. B. bei *Palmophyllum flabellatum* in der kleinen Auskehlung des kugelförmigen Chromatophors; oder es verteilen sich in der wandständigen Protoplasmaschicht die zahlreichen Zellkerne in regelmäßiger Weise auf der Innenseite der Chromatophorenschicht (*Valonia, Siphonocladus, Bornetia, Spermothamnion* usw.)“. Ja SCHMITZ meint, daß die Kernlage vielfach durch die der Chloroplasten bestimmt werde. „Besonders deutlich zeigen dies z. B. die älteren größeren Zellen von *Valonia*, *Siphonocladus* und anderen Siphonocladaceen oder von *Laurencia* und anderen Florideen mit netzförmig durchbrochener Chromatophorenschicht, bei denen die zahlreichen Zellkerne fast stets auf der Innenseite der Knoten dieses Netzwerkes gelagert sind.“ Die Chloroplasten selbst sollen bei ihrer Lage hier vom Licht bestimmt werden. Für gewöhnlich nehmen wir ja das Umgekehrte an, d. h., daß der Kern das die Lage bestimmende ist. Und ganz abgesehen von dem, was wir über Emission gelöster Stoffe aus dem Kern vorhin selber hörten, haben wir auch noch weitere Indizien dafür, daß ein Einfluß des Kerns auf die Vorgänge innerhalb der Plastiden sich nicht verkennen läßt.

TIMBERLAKE (1901) weist, um zunächst bei den Algen zu bleiben, auf den sehr engen räumlichen Zusammenhang zwischen den Pyrenoiden der Chloroplasten und dem Zellkern bei *Hydrodictyon* hin. Und Miss CARTER (1919b) führte für *Cladophora* und *Chaetomorpha* näher aus, daß die Nuclei hier „nearly always more or less completely immersed in the chloroplast“ seien, auch da, wo im übrigen genügender Raum in der Zelle für eine Trennung beider wäre. *Rhizoclonium* verhält sich in einigen Spezies genau so, während in anderen die Einbettung in die Chloroplasten nicht ganz so stark ist.

Dem allen scheinen jedoch die vorhin wiedergegebenen Befunde (S. 144ff.) entgegenzustehen, daß bei kernlosen Spirogyren usw. auch die Funktion der Chloroplasten nahezu ungestört vor sich gehen könne und nur eine Störung beim Verbrauch der hergestellten Kohlehydrate zu bemerken sei. Aber selbst hier kann ein Einfluß der Kerne auf die Chloroplasten nicht geleugnet werden, denn GERASSIMOFF (1896, S. 480, 1901, S. 194) berichtet uns, daß bei *Spirogyra bellis* die Färbung der Chlorophyllbänder allmählich immer schwächer werde und schließlich Substanzarmut einzutreten schiene. Und wir werden später hören (Kap. 9b), daß in Zellen mit doppelter Kernmasse die Chloroplasten größer werden als im Normalfalle. Das gilt für *Spirogyra* (GERASSIMOFF 1901, S. 201) wie für Blütenpflanzen (H. WINKLER 1916). Wenn dagegen VAN WISSELINGH (1909, S. 179) sieht, daß in kernlosen Zellen selbst kleinere Teile von Chloroplasten noch wachsen können und sogar neue

Pyrenoide erzeugen, so meint er selbst, daß dies wieder mit „Nachwirkungen“ von seiten des Nucleus zu erklären sei. G. M. SMITH (1913, S. 83) sagt jedenfalls für die Grünalge *Tetradesmus*, das Auftreten der neuen Pyrenoide nach einer Zellteilung „may be a result of the metabolic activities of the nucleus, since the pyrenoid at its first appearance is often very close to the nucleus“. Und das gleiche dürfte für *Scenedesmus* gelten (G. M. SMITH 1914), bei dem sicher die Pyrenoide nicht durch Teilung aus den vorhandenen entständen, sondern jedesmal sich neu bildeten, manchmal dicht neben dem Kern, manchmal etwas entfernter. Von Funden an höheren Pflanzen sei an HABERLANDTs (1887, 1918a, S. 27) Beobachtungen bei *Selaginella* erinnert, bei der in den Stammspitzen in jeder Zelle des Grundmeristems „ein einziges kleines blasses Chlorophyllkorn“ gelagert sei, „dem sich fast ausnahmslos der etwas größere Zellkern anschmiegt. Dieses Chlorophyllkorn teilt sich, die Teilungen wiederholen sich, es kommen kettenförmige Verbände von Chlorophyllkörnern zustande, und stets bleibt der Zellkern der Chlorophyllkette eingelagert“. Endlich möchte ich noch an A. MEYERs alte Funde (1883, S. 55) erinnern, wonach bei *Orchis fusca* und *Adoxa moschatellina* oft die Chloroplasten so lange um den Kern gelagert sind, als die Stärkekörner in ihnen noch klein sind. Sobald ihr Amylum aber eine gewisse Größe erreicht, zerstreuen sie sich, um erst nach diastatischer Auflösung der Stärke ihre alte Stellung um den Kern herum wieder einzunehmen. So meint auch SCHIMPER (1885, S. 206), daß die Anordnung der Plastiden um den Kern dafür spreche, „daß in nicht assimilierenden Zellen der Zellkern das Material liefert, welches nachher, sei es von den Chromatophoren, sei es vom Cytoplasma weiter verarbeitet und in Stärke resp. Florideenstärke umgewandelt wird“. Und STRASBURGER (1888, S. 196) macht darauf aufmerksam, daß hier etwas Analoges wie bei der Cellulosebildung anzunehmen sei (s. auch unten Kap. 4c).

Haben so bereits die Ruhestadien des Kerns für die Herstellung von Beziehungen zwischen Plastiden und Nucleus herhalten müssen, die jedenfalls nicht von der Hand zu weisen sind, so liegen auch Bemerkungen über die Interaktion zwischen den charakteristischen „Teilungsfiguren“ von beiden vor. Solches ist wiederholt bei dem Lebermoos *Anthoceros* beschrieben (s. bereits STRASBURGER 1880a, S. 161ff.), bei dem die „Spindelfasern“ gegen die Regel zwischen den Chloroplasten ausgespannt werden. SCHERRER (1914) aber, der zuletzt darüber gearbeitet hat, weist alle Vorstellungen über tatsächliche Beeinflussung der Chloroplasten durch den Kern weit von sich. Denn gerade bei dieser Gattung sei nie auch nur ein Anhaltspunkt gefunden, der die Abhängigkeit der Stärkebildung seitens des Kerns wahrscheinlich gemacht hätte.

Und doch existieren eine Anzahl von Beobachtungen, die eine direkte Verbindung von Kern und Plastiden durch besondere „Plasmastränge“ behaupten. FROMMANN (1880, S. 403) hatte solches in den Blättern von *Dracaena* und anderen Pflanzen zu sehen gemeint und PRINGSHEIM (1880, S. 304) im gleichen Jahr für *Spirogyra* gefunden, daß die Plasmastränge, welche vom Kern ausgehen, „nicht, wie man gewöhnlich angibt, in die wandständige Protoplasmaschicht“ münden, sondern „typisch und regelmäßig in einen Amylumherd“ eines Chlorophyllbandes (vgl. auch KOZŁOWSKI 1908). HABERLANDT (1896) sah späterhin, daß ebenfalls im Parenchym der *Solanum*-Knollen feine Plasma-

fäden genau nach den Chloroplasten gingen. Und WATSON (1904), der die Verbindung der Chloroplasten untereinander durch fadenförmige Stränge eingehend bei vielen Spezies beschreibt, sagt (S. 343) ausdrücklich für *Psilotum*: „there are also conspicuous fibers joining the plastid-system to the nucleus". Aber erst LIDFORSS (1908) betonte mit Nachdruck, daß es sich nicht um gelegentliche Zufälligkeiten, sondern um wichtige Gesetzmäßigkeiten dabei handeln müßte. Denn bei Lebendbeobachtung ließ sich in zahlreichen Fällen bei den allerverschiedensten Gewächsen nachweisen, wie die fadenförmigen Kernfortsätze, „die ohne sichtbare Grenze in die Kernsubstanz übergehen" oder die „ihren Ursprung direkt von der Kernmembran nehmen, mit der sie auch in bezug auf das Verhalten gegen Farbstoffe übereinstimmen", bis zu den Plastiden hinführen. Das war für zahlreiche Chloroplasten zu sehen, das ergab sich für die Elaioplasten von *Haemanthus*, und das war schließlich selbst bei den lebend oft schwer zu verfolgenden Leukoplasten im stärkehaltigen Speichergewebe von Rhizomen und Zwiebeln zu konstatieren möglich. Fig. 71a und b mag uns einen Begriff von diesen Zusammenhängen geben. Die Verbindungsfäden zerreißen bei den üblichen Fixierungsmitteln, nicht dagegen nach einer Härtung der Schnitte in 2 % Osmiumsäure; manchmal konnten sie auch im Leben „verschwinden, so rasch wie sie entstanden" (LIDFORSS 1915, S. 226). Stets waren sie gegen das übrige Cytoplasma scharf abgegrenzt. LIDFORSS glaubt, daß sie wahrscheinlich „reizleitende Strukturen" zwischen Plastiden und Kern darstellen, ja vielleicht sogar einen Stoffaustausch vermitteln könnten. Denn bei *Ranunculus Lingua* erhielt er den Eindruck (1908), daß die Chloroplasten „durch lokal auftretende und sich nach einer bestimmten Richtung hin ausbreitende Anschwellungen der Verbindungsfäden nach dem Kern (oder von ihm weg) befördert werden" können. Und „in Ausnahmefällen" schien ihm selbst ein „mikroskopisch wahrnehmbares Hinaustreten der eigentlichen Kernsubstanz" in die Fäden hinein festzustehen.

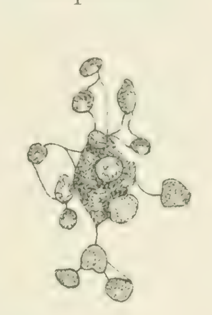


Fig. 71a. *Ranunculus Lingua.* Zelle aus dem Rindenparenchym. — Chloroplasten untereinander und mit dem Kern eng verbunden. Die hellen Partien in den Chloroplasten sind Stärkekörner. (Nach LIDFORSS.)



Fig. 71b. *Solanum tuberosum.* Periphere Zelle einer ergrünten Kartoffel. Die gleiche enge Verbindung zwischen Plastiden und Kern. (Nach LIDFORSS.)

Auch KNOLL (1908, S. 14) sah im Assimilationsparenchym von *Aspidistra*, wie „vom Zellkern zahlreiche Plasmafäden ausstrahlen, die sich an die Chloroplasten ansetzen und sich oft untereinander durch Anastomosenbildung zu deutlichen Netzen vereinigen . . . Ob man diese plasmatischen Fäden mit LIDFORSS zum Kern rechnet oder zum Cytoplasma, ist eine gleichgültige Sache". Ebenso hat MALTE (1910) für *Mercurialis annua* die Beobachtungen von LIDFORSS in vollem Um-

fange bestätigt. Und schließlich weist auch MISS CARTER (1919a) für Desmidiaceen auf ähnliche Verbindungsfäden zwischen Plasma und Kern hin.

Von sonstigen geformten lebenden Zellbestandteilen, die man mit dem Zellkern in nähere Beziehung gebracht hat, haben wir noch die Centrosomen[1]) und die Blepharoplasten zu besprechen.

Die Centrosomen spielen nun im Pflanzenreich auch nicht entfernt die Rolle, die man ihnen im Tierreich zugeschrieben hat (s. die Zusammenf. bei GURWITSCH 1904, S. 309ff.) Als regelmäßige Zellbegleiter finden sie sich überhaupt nur bei Thallophyten[2]) und hier auch in sichtlich sehr verschiedener Form und Ausbildung. Wenn wir die Kernteilungen (Kap. 5) besprechen, haben wir auf das „Eingreifen" der Centrosomen in diesen Vorgang einzugehen. Zunächst interessieren uns nur ihre Beziehungen zum Ruhekern.

Erinnern wir uns da in erster Linie der Tatsachen, daß verschiedene Forscher sie als constanten Bestandteil der „Nucleolen" resp. Karyosome ansehen (s. oben S. 80ff)[3]). Aber wir hörten auch bereits, daß die einzelnen Autoren noch zu widerspruchsvollen Resultaten kommen. Ja es ist nicht ausgeschlossen, daß das, was man unter Centriol beschrieben hat, auf ganz verschiedene Körnchen zurückzuführen ist. Als Nicht-Protozoen-Forscher habe ich zuweilen den Eindruck, der Wunsch, Centrosomen innerhalb des Kerns zu finden, hätte bei der Determinierung entscheidend mitgewirkt. Sehr sonderbar muten ferner die Befunde von Frl. KRÄNZLIN (1907) bei Myxomyceten an (*Oligonema* und *Arcyria*). Glaubte die Verfasserin doch zu sehen, wie bestimmte Kerne des Plasmodium hier eine „heteropole" Teilung durchmachen und nur der eine Pol auf ein Centrosom hin centriert wird. Dann sollen sich die chromatischen Bestandteile des Nucleus auflösen und das Centrosom allein übrigbleiben, welches jetzt die „Elateren" bildet. Eine Nachuntersuchung erscheint mir indes dringend nötig, zumal HARPER und DODGE (1914) für ihre Objekte KRÄNZLINS Angaben nicht zu bestätigen vermochten. Ähnlich zweifelhaft ist es mir, wie weit KUSANOS (1907a, 1909b), GRIGGS' (1908) usw. Beobachtungen richtig sind, nach denen bei Chytridiaceen extranucleare Centrosomen für ein Zustandekommen der Kernwandung herangezogen werden können.

Besser wissen wir über die extranuclearen Centrosomen an Diatomeen Bescheid, die uns in erster Linie durch LAUTERBORNS (1893, 1896) klassische Schilderungen vertraut geworden sind[4]). Wir hören von ihm,

---

[1]) Siehe die Nomenklaturfrage z. B. bei TH. BOVERI (1901). MEVES (1902, S. 46) möchte überall da, wo man kleine „Centralkörnchen" sieht, nur von „Centriolen" sprechen. Die „Hüllen" der Centrosomen könnten dann mit dem STRASBURGERschen Terminus „Centrosphären" benannt werden. Diese scharfe Distinktion hat sich in der Botanik nicht eingebürgert, weil wir hier öfters keine Sonderung in Einzelteile haben. Centrosom als „übergeordneter Begriff" braucht also nicht auszuschließen, daß es auch gelegentlich nur „Centriol"-Charakter haben kann.

[2]) Das Problem, ob Centrosomen auch bei Lebermoosen auftreten, wird in Kap. 5e behandelt werden.

[3]) Neuerdings glaubt M. HARTMANN (1921) z. B. für *Eudorina*, aber auch für *Chlorogonium*, daß die Centriole neben dem Nucleolus im Ruhekern liegen können; siehe auch die Beobachtungen über die „Randkörper" im *Volvox*-Kern bei W. ZIMMERMANN (1921).

[4]) Entdeckt sind die Centrosomen übrigens hier durch BÜTSCHLI (1891), nachdem schon H. L. SMITH (1886) sie gesehen, aber unrichtig gedeutet hatte.

daß das Centrosom, das eine so große Rolle bei der Kernteilung (Kap. 5d) zu spielen berufen ist, auch schon eine bestimmte Beziehung zum Ruhekern aufweist. Denn wenn man den Kern durch vorsichtiges Klopfen aus der Zelle entfernt, so bleibt es doch stets mit ihm in Verbindung, „selbst wenn sonst alles Plasma von beiden losgerissen ist".

Sonst sind im allgemeinen selten Centrosomen als constante Gebilde neben dem Ruhekern wirklich beobachtet, am besten noch bei Phaeophyceen (Strasburger 1897a, Swingle 1897, Farmer und Williams 1898, Mottier 1898b, s. Fig. 72, Yamanouchi 1909a usw.). Desto öfter freilich hat man ihre Dauerexistenz von vornherein für wahrscheinlich gehalten und gemeint, daß nur unzureichende Technik schuld daran sei, wenn man sie mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht nachweisen konnte. Es soll auch durchaus nicht bestritten werden, daß das in der Tat so ist. Aber wie stimmen damit die Versicherungen einiger Forscher überein, daß die Centrosomen in jeder Zellgeneration neu aus dem Kern austräten, wenn auch nicht in der Form von Centriolen, die aus Nucleolen hervorgehen? Solches meinen Maire (1902, 1905b) für Basidio- und Ascomyceten, J. B. Evans (1907) speziell für Uredineen annehmen zu sollen[1]). Definitive Klärung besteht hier wohl noch nicht. Für alle Einzelheiten bitten wir die entsprechenden Abschnitte unserer Kap. 4d und 5b c d nachlesen zu wollen. In ersterem werden wir speziell auf die Beziehungen des Zellkerns zum Centrosom und der Zellwandbildung in den „Asci" der Ascomyceten zu sprechen kommen.

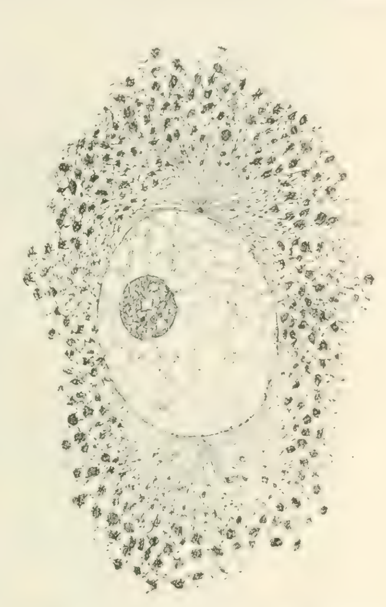


Fig. 72. *Dictyota dichotoma.* Kern mit umgebendem Cytoplasma. An zwei gegenüberliegenden Enden Centrosomen mit „Strahlung". (Nach Mottier.)

Ein ganz ähnliches Aussehen wie die Centrosomen zeigen unter Umständen die sogenannten Blepharoplasten (Webber 1897c, S. 233). Der Name rührt davon her, daß man sie mit den „augenbrauen"-ähnlichen Cilien in enge Beziehung treten sieht. Es ist möglich, daß sie nicht einheitlicher Natur sind. Ikeno (1906) und M. Wilson (1911) unterscheiden jedenfalls „centrosomatische", die in erster Linie bei der Spermatogenese der Archegoniaten beschrieben sind, von den „plasmodermalen", wie sie bei *Chara* (Mottier 1904a) und den cilientragenden Chlorophyceen-Zellen vorkommen (Strasburger 1892b)[2]). Die erste Gruppe soll wenigstens phylogenetisch ihren Ursprung aus echten Centrosomen ableiten (s. u. a. Belajeff 1898b, 1899). Und man stellt sich etwa vor, wie sie für gewisse Zellen, bei denen sie die „Nebenfunktion" der Cilienbildung erhalten hätten, allein übriggeblieben seien, während sich sonst keine Spur von ihnen mehr vorfinde.

[1]) Vgl. auch Anmerkung 3) von S. 152.

[2]) Siehe auch die Zusammenfassung bei W. Zimmermann (1921, S. 285).

Namentlich IKENO (1903a u. b, 1904, 1905) suchte für die Hepaticae auszuführen, daß die Blepharoplasten, die er übrigens noch als echte Centrosomen bezeichnet, hier aus dem Kern hervorgehen. Und BOLLETER (1905) sowie DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (1907, 1908) schlossen sich ihm völlig an. Indes bekämpften bereits MIYAKE (1905b) und ESCOYEZ (1907a) diese Ansicht und die meisten Archegoniaten-Forscher lehnen denn auch mit Recht den nuclearen Ursprung dieser Körper ab. Darum dürften auch die Versuche von THOM (1899) wie von M. WILSON (1911), die Blepharoplasten speziell auf Austritt von Nucleolarteilchen zurückzuführen, niemanden wirklich überzeugen. HIRASEs (1897) Meinung, daß gelöste Nucleolarsubstanz bei den Spermatozoen der Cycadeen in Betracht komme, läßt sich weder beweisen noch widerlegen. Man sollte meinen, gerade bei dieser Pflanzengruppe, bei der sie eine besondere Größe erreichen, müßte sich ihr Ursprung leicht aufzeigen lassen[1]). CHAMBERLAIN (1909) mißt sie z. B. bei *Dioon edule* auf 16—18 μ (1912a) (Fig. 73), bei *Ceratozamia mexicana* auf 20—27 μ Größe. Aber bis jetzt haben wir auch hier keine positiven Beweise ihrer nuclearen Herkunft und CHAMBERLAIN selbst, der diesen nicht für unwahrscheinlich hält (z. B. 1909, S. 229 für *Dioon*), vermochte einen wirklichen Beweis bisher nicht zu führen.

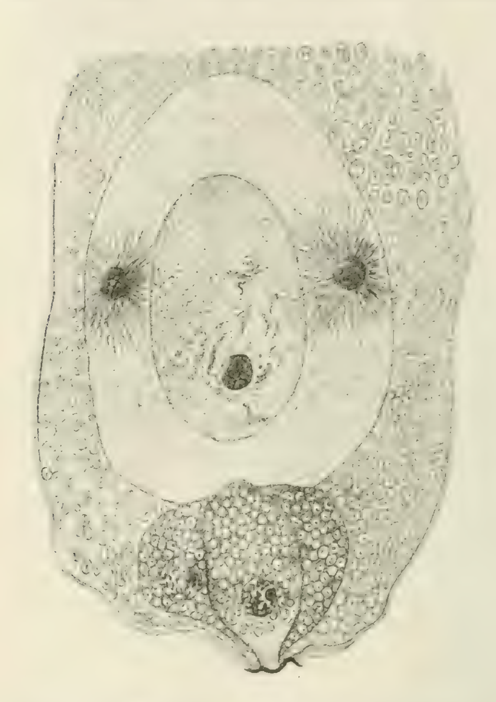


Fig. 73. *Dioon edule.* Ende des Pollenschlauchs mit der „body cell". Neben dem noch ungeteilten Kern befinden sich links und rechts zwei riesige Blepharoplasten. Vergr. 237. (Nach CHAMBERLAIN.)

Es würde zu weit führen, eine genaue Literaturübersicht über alle Arbeiten zu bringen, in denen Blepharoplasten beschrieben wurden, zumal wir ja überzeugt sind, daß sie ursprünglich mit dem Kern n i c h t zusammenhängen. Eine gute Zusammenfassung der älteren Arbeiten finden wir z. B. bei STRASBURGER (1900a, S. 177ff.) und KÖRNICKE (1903, S. (95)ff.). Daß es Gebilde sind, die wenigstens in den Spermatozoidmutterzellen, also unmittelbar vor der Bildung der Spermatozoiden, eine „Individualität" wie die echten Centrosomen haben, zeigen uns alle die Bilder, in denen man ihre Teilung und ihre Wanderung zu gegenüberstehenden Kernpolen beobachten kann (Fig. 74)[2]).

Alle Autoren sind sich nun aber darin einig, mögen sie sich auch über die Herkunft der Blepharoplasten streiten, daß diese von einem

[1]) Für *Gingko* vgl. schon die Arbeit von HIRASE (1894).

[2]) Zuweilen zeigen sie sich auch schon, aber nur transitorisch, eine Zellgeneration vorher, so bei *Marsilia* (W. R. SHAW 1898a, SHARP 1914b).

bestimmten Augenblick an sich verlängern und jetzt eine feste Verbindung mit dem Kern suchen. Das läßt sich wieder besonders deutlich für die Cycadeen beobachten. Und ebenso ist hier mit besonderer Schärfe auch der Zerfall des zum „Bande" gewordenen Blepharoplasten in einzelne Granula beschrieben worden. Von den einzelnen Teilstücken gehen dann die Cilien aus (Fig. 75, 76). Neuerdings ist dieser Zerfall in kleinere Abschnitte ebenfalls für die Blepharoplasten der Pteridophyten

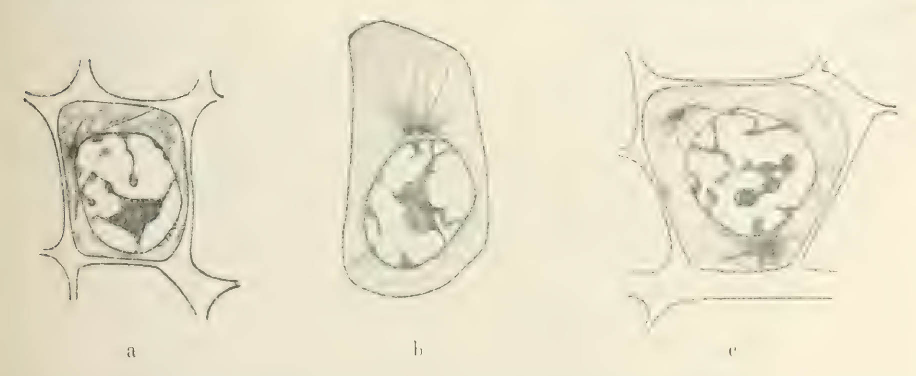


Fig. 74. *Polytrichum juniperinum.* Spermatozoidmutterzellen. a Kern mit einfachem Blepharoplast, b dieser in Teilung, c je ein Tochterblepharoplast ist an ein Kernende gewandert. Vergr. ca. 3800. (Nach CH. E. ALLEN.)



Fig. 75. *Dioon edule.* Der Blepharoplast ist in einen Haufen von kleinen Körnchen zerfallen. Beginn des Auswachsens zum „Spiralband". Vergr. 1890. (Nach CHAMBERLAIN.)



Fig. 76. *Dioon edule.* Das „Spiralband" mit den jungen Cilien beginnt mit dem Kernende in räumliche Beziehung zu treten. Vergr. 945. (Nach CHAMBERLAIN.)

und Bryophyten gesehen, bei denen man früher Einheitlichbleiben annahm (SHARP 1912b für *Equisetum*, 1914b für *Marsilia*, 1920a für *Blasia*).

Eine Phase existiert somit in der Tat, in der neben der räumlichen auch eine unmittelbare chemische Beeinflussung des „Cilienbandes" durch den Kern anzunehmen ist. Denn wie z. B. BLACK (1913 S. 524) für *Riccia* sich ausdrückt: „It is impossible to tell how far the blepharoplast extends along the nucleus". Und ähnlich äußerte sich R. ALLEN (1911)

für Farne. Sie macht noch besonders darauf aufmerksam, daß der Kern dabei infolge „Ausstoßung von Kernsaft“ an Volum abnimmt.

Sehr strittig scheint mir jedoch noch die Rolle zu sein, welche der sogenannte „chromatoide Nebenkörper“ bei der Entwickelung der Spermatozoiden spielt. MEVES (1918a) hat wohl recht, wenn er — namentlich auch im Hinblick auf die tierischen Analogien — hierin durchweg „Plastosomen“ sieht, also jene Gebilde, die man als „Mitochondrien“ oder „Chondriosomen“ zusammenzufassen pflegt. CH. E. ALLEN (1917a) weist das zwar ausdrücklich zurück und entscheidet sich für den von M. WILSON (1911) gebrauchten Ausdruck „Limosphäre“, aber mir scheint es besser, die Zahl der Termini hier zu vereinfachen und das Gemeinsame über das Differente zu stellen. Der nucleare Ursprung dieses Gebildes, an den ALFRED FISCHER (1899, S. 247) fest glaubte, für den sich aber selbst noch WALKER (1913) erwärmte, ist ganz unwahrscheinlich. Im übrigen vergleiche man über sein Aussehen und die räumlichen Beziehungen des chromatischen Nebenkörpers zum Kern die Spezialliteratur (z. B. SCHOTTLÄNDER 1892, WEBBER 1897a—c, IKENO 1898a, 1903b, BOLLETER 1905, H. B. HUMPHREY 1906, ARENS 1907a, DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN 1907, YAMANOUCHI 1908b, M. WILSON 1911, CH. E. ALLEN 1917a[1]). Wenn JEFFREY (1896/97), CH. E. LEWIS (1906a), WOODBURN (1911a, 1913, 1915), CAMPBELL (1913), SHARP (1920) usw. seine Existenz leugnen, so ist vielleicht nur ihre unzureichende Technik daran Schuld. CH. E. ALLEN glaubt sogar aus WOODBURNS (1914) Zeichnungen entnehmen zu können, daß er ihn doch gesehen und nur mit dem indifferenten Namen einer „Vakuole“ beschrieben habe. Daß ältere Autoren, BELAJEFF (1898a), W. R. SHAW (1898a u. b) und THOM (1899) ihn noch nicht klar herausdifferenziert haben, wird uns weniger verwundern.

Ein Beweis dafür, daß das Auftreten der Blepharoplasten wie der „Nebenkörper“ unmittelbar mit der Ausbildung der Spermatozoiden zusammenhängen muß, liegt wohl ferner darin, daß beide so charakteristische Bildungen sofort verschwunden sind, wo die ♂ Gameten sich anders entwickeln. Von phylogenetischem Interesse ist da noch der Befund BURLINGAMES (1913, 1915), daß Blepharoplasten bei *Araucaria* auftreten können. Stammesgeschichtlich beurteilt, könnte man hier von einem „rudimentären“ Zellorgan sprechen, das also gar nicht mehr in Funktion tritt. Sonst sind mir keine Angaben über Blepharoplasten bei den Blütenpflanzen ohne Spermatozoiden weiter bekannt[2]). Die Funde derjenigen, die an „echte Centrosomen“ glauben, werden uns noch in Kap. 5e näher beschäftigen. Und WELSFORDS (1914) Versicherung, daß Blepharoplastenähnliche Körperchen sogar bei Monocotylen aus dem Generationskern austreten könnten, bedarf denn doch noch der Verifizierung, bevor sie glaubhaft wird.

Wenden wir uns jetzt zu den sogenannten „plasmodermalen Blepharoplasten“[3]). Der Ausdruck will besagen, daß es sich hier um Körnchen

[1]) Über die von CH. E. ALLEN noch unterschiedenen „Perknosomen“ vgl. 1917a, S. 280 (s. auch DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN 1908 und M. WILSONS 1911: „accessory body“).

[2]) Über eigentümliche Bildungen bei *Ephedra*, die homolog den Blepharoplasten angesehen werden, s. CAVARA 1904. Mir ist es indes nicht zweifelhaft, daß es sich um keine homologen Gebilde handelt.

[3]) Man erinnere sich aber an die Angaben einer Reihe von Autoren, wonach die Blepharoplasten hier von den nucleolenbürtigen Centriolen abstammen sollen (s. oben S. 80/81; zuletzt noch von ENTZ 1918 für *Polytoma* und von M. HARTMANN 1921 für *Eudorina* verfochten).

handelt, die in der „Hautschicht des Cytoplasmas“ zuerst auftreten, sicherlich nicht nucleinhaltig sind (ZACHARIAS 1901a, b) und nur das Gemeinsame mit den eben besprochenen Bildungen haben, daß von ihnen ebenfalls die Cilien ausgehen. STRASBURGER (1900a, s. auch Résumé 1906, S. 48ff.) hat diese Gruppe von Körpern wohl mit besonderem Nachdruck von den anderen und vor allem auch von den Centrosomen getrennt. W. ZIMMERMANN (1921) schlägt neuerdings vor, sie im Anschluß an zoologische Gepflogenheiten lieber als „Basalkörner“ zu titulieren.

Einen festen Zusammenhang zwischen Geißelbasis und Kern entdeckte zuerst — und zwar für einen Myxomycetenschwärmer (wahrscheinlich von *Didymium farinaceum)* — PLENGE (1899), nachdem man freilich bereits seit HABERLANDT (1887, S. 84) bei den *Vaucheria*-Schwärmern auf die nahen räumlichen Beziehungen von Kernen und Cilien achtgegeben hatte. Das ist seitdem immer wieder und wieder beschrieben worden. Ich greife besonders die Arbeiten von DANGEARD (1901a u. c) heraus, der die „Rhizoplasten“, wie er die fadenförmigen Verbindungen nannte, aus den Blepharoplasten hervorgehen ließ. Diese sollten dann sekundär mit dem Kern in Verbindung treten und an dessen Membran in einem kleinen Knöllchen, dem „Condylus“ endigen (vgl. auch die historische Übersicht bei DANGEARD 1910a, S. 117ff). JAHN (1909) führte für Myxomycetenschwärmer dagegen aus, daß unterhalb der Geißelbasis, d. h. dem Blepharoplasten, sich ein gut abgegrenzter „glockenförmiger“ Raum befinden kann, der Geißel und Kern verbindet. Einen deutlichen Faden innerhalb dieses Gebietes vermochte er aber nicht zu sehen (Fig. 77). Ob JAHN recht hat, für diese Klasse den Blepharoplasten mit einem kernendogenen Centriol, das bei der Teilung auftritt, zu identifizieren, wage ich nicht zu entscheiden. Auffallend wäre es zum mindesten, wenn nahe Verwandte wie die Flagellaten „ohne Centriol“ sich anders als die Myxomyceten verhalten sollten. Ferner sei noch speziell an die Arbeiten von v. PROWAZEK (1901) über *Polytoma* und Frl. HAMBURGER (1905) über *Dunaliella* erinnert.



Fig. 77. *Amaurochaete atra.* Ende einer Schwärmspore mit Kern und Cilie. Das glockenförmige Verbindungsstück zwischen Geißelbasis (Blepharoplast) und Nucleus ist deutlich zu erkennen. Vergr. 4000. (Nach JAHN.)

Sind die Verbindungen zwischen Kern und Geißelbasis jedenfalls sehr verbreitet, so dürfen wir sie doch nicht überall und unter allen Umständen erwarten. Wenigstens weist ENTZ (1913b, 1918) für *Polytoma uvella* darauf hin, daß sie nur bei Individuen zu sehen waren, die unmittelbar vor der Teilung stehen. Bei jüngeren Zellen fehlte anscheinend noch jede Verbindung. DOFLEIN (1916, S. 39) meint, daß nicht immer die gleichen Teile des Zellinnern mit der Geißelbasis verbunden zu sein brauchen. Für die Bewegung der Cilien handelt es sich nur um Schaffung eines Widerlagers. Wo dieses läge, sei prinzipiell gleichgültig.

In gewissen Fällen ist es jedenfalls so gut wie sicher, daß der Kern sich aktiv bei dem „angestrebten" Zusammenhang zwischen ihm und den Blepharoplasten beteiligt. Die „schnabelförmigen Zuspitzungen", die schon STRASBURGER (1892b, S. 63) für die Kerne der Schwärmsporen und Gameten von *Oedogonium*, *Vaucheria* usw. beschrieb, deuten wenigstens darauf hin. Und DAVIS (1908, S. 6) schildert bei der „stephanokonten", d. h. mit einem ganzen Kranz von Cilien sich bewegenden Schwärmspore von *Derbesia*, wie sich hier der Nucleus vor der Ausbildung der Cilien nach der Peripherie bewegt und darauf radiale Strahlen zwischen ihm und dem Plasmoderma sichtbar werden. Ein Drittel bis ein Viertel der Strahlungen zeigten eine feste Verknüpfung zwischen beiden, während der Rest frei im Zytoplasma endigt. Darauf sieht man zahlreiche Körnchen in verschiedener Entfernung vom Kern auftreten, die sich bald in einem Kreise lagern und zwar da, wo später die Blepharoplasten sich befinden. Die Körnchen fusionieren sodann zu einem Ring, die Plasmastränge verschwinden und der Kern wandert an seinen ursprünglichen Platz in der Zelle zurück[1]). Doch auch, wo nicht so auffallende Gebilde im Plasma auftreten, darf aus der charakteristischen Wanderung des Kerns nach der Ursprungsstelle der zukünftigen Geißel vor deren Bildung wie aus dem späteren Rückwandern in die Mitte der Zelle auf eine aktive Mitwirkung des Nucleus geschlossen werden (MERTON 1908 für *Pleodorina*, W. ZIMMERMANN 1921 für *Volvox*, M. HARTMANN 1918b, 1921 für *Chlorogonium* und *Eudorina*.



Fig. 78. *Boletus granulatus.* a Junges Basidium mit vier Kernen. Die Verbindungsfäden von diesen nach der Hautschicht sind sehr scharf. b Älteres Basidium nach der Sporenabschnürung. Die Fäden sind stark verlängert, die Kerne aber noch am alten Platz. (Nach LEVINE.)

Chromatoide Nebenkörper können offenbar bei den Thallophyten vorkommen oder fehlen. Wo die beweglichen Zellen im äußeren den Spermatozoiden der Archegoniaten gleichen, wie bei den Fucaceen, sind sie sicherlich vorhanden (s. MEVES 1918a und die ältere Literatur). Aber auch wo das nicht der Fall ist, scheinen sie — zum mindesten gelegentlich — vorkommen zu können. DANGEARD (1911) beschreibt sie wenigstens für *Conferva bombycina.* Über ihre wirkliche Bedeutung wissen wir freilich hier so wenig etwas als vorhin bei den höheren Pflanzen.

Nicht nur, wo Cilien vorhanden sind, finden wir plasmodermale Blepharoplasten; denn auch bei Pilzen sind Beziehungen zwischen „Verdickungen" der Hautschicht und den Kernen beschrieben, so von DANGEARD (1901b) bei den Conidien von *Albugo Tragopogonis.* Besonders möchte

[1]) Die Versuche J. SCHILLERs (1907, 1909b), die Befunde von DAVIS so umzudeuten, daß er die „Körnchen" für extranucleare Nucleolen ansieht, können wir wohl ebenso übergehen wie seine eigenen Angaben über die „Centrosomen-Natur" der Blepharoplasten bei *Ulva* und *Enteromorpha.*

ich die Basidiomyceten herausgreifen. In Fig. 78 sehen wir deutlich, wie in den jungen Basidien bereits (LEVINE 1913) die vier noch ziemlich tief in der Basidie gelegenen Nuclei „are connected by faintly stained strands with small granules which lie on the upper wall of the basidium“. Wachsen nachher die Sterigmen aus, so werden die Stränge sich noch weiter verlängern können. Schließlich deuten sie wohl die Bahnen an, auf denen die Kerne in die jungen Sporen wandern (MAIRE 1900a, vgl. auch weiter unten Kap. 4c). Nicht alle Autoren sind von dem „geraden Verlauf“ dieser Stränge überzeugt. Diese mögen auch nicht immer gleich scharf sein. Wo wir sie aber finden, scheinen sie nur als äußere Zeichen von irgendwelchen Diffusionsströmen gelten zu können, die zwischen Kern und Plasmoderma verlaufen.

Zum Schluß sei noch angeführt, daß die Blepharoplasten am Grunde der Cilien sich auch bei solchen Organismen schon vorfinden können, bei denen echte Kerne noch nicht beachtet sind, nämlich bei vielen Bakterien (s. Kap. 11). DANGEARD (1909a) für *Chromatium Okenii*, FUHRMANN (1909) für *Spirillum volutans* geben dafür genauere Daten. Eine Verbindung mit dem „Zentralkörper“, der als Kernhomologon gedeutet wird, erscheint DANGEARD dabei erwiesen.

c) Die Bewegungen des Kerns innerhalb der Zellen und ihre physiologische Bedeutung

Inhalt: HABERLANDTs Vorstellungen von der Kernwanderung nach der Stelle des intensivsten Stoffwechsels resp. des stärksten Wachstums in der Zelle. Cellulosebildung unter Kerneinfluß. Scheinbar der „HABERLANDTschen Regel“ entgegenstehende Fälle. Kernwanderungen aus anderen Gründen. Die Bedeutung des Plasmoderma für die definitive Kernlage. Gestaltsveränderungen der Kerne bei ihrer Wanderung. Schnelligkeit der Bewegung. Ursache der Kernwanderung: passives oder aktives Verhalten des Nucleus. Chemotaktisches Wandern des Kerns. Desgleichen traumatotaktisches Wandern. Durchtritt der Kerne durch die Zellmembranen. Geotaktisches und phototaktisches Wandern der Kerne.

Fast alle Autoren, die sich mit der Frage des Stoffaustausches zwischen dem Kern einerseits, dem Cytoplasma oder den „geformten“ plasmatischen Zellbestandteilen, wie Plastiden, Centrosomen oder Blepharoplasten andererseits, beschäftigt haben, machen darauf aufmerksam, daß zuweilen charakteristische Wanderungen zu beobachten sind, die der Kern zurücklegt. Denn in meristematischen Zellen pflegt ja der Kern eine zentrale Stellung zu besitzen, in zahlreichen schon spezialisierten Dauergewebszellen aber liegt er zu verschiedenen Zeiten an ganz bestimmter nicht zentraler Stelle. Das können wir schon bei aufmerksamem Durchlesen unserer obigen Auseinandersetzungen ersehen. Wir brauchen nur an die Kerne zu denken, die bei der Verdauung eingedrungener Mykorrhizen mitzuwirken haben (s. S. 113ff.) oder an die in gewissen Embryosackhaustorien (s. S. 129 ff.). BALICKA-IWANOWSKA (1899) konstatiert z. B. hier ausdrücklich, daß sie sich „vers la partie où la nutrition est la plus forte“, wenden. BENSON (1894) beschreibt des weiteren charakteristische Kernbewegungen für die haustorialen Auswüchse des Embryosacks von *Fagus* und *Castanea* und LLOYD (1902, S. 41) weist auf die Gesetzmäßigkeit der Stellung in den Suspensorhaustorien von Rubiaceen (s. S. 129), FLORIN (1918a) in denen der Mooshaustorien hin (s. S. 135). Und was Sekretbehälter, Nectarien usw.

anlangt, so hören wir von RACIBORSKI (1893a, S. 122), wie in den Skutellumzellen von *Zea* die Kerne bei der Keimung gegen die Spitze hinwandern, um so bessere Tätigkeit zu entfalten, und wir lesen bei BRIQUET (1896) für die Sekretzellen der Myoporaceen von einem Hinwandern des Kerns nach der Seite, an der die „gélification" und Sekretproduktion erfolgt. SCHILLER (1909b) berichtet uns von dem gleichen für das Honig absondernde Gewebe im Blütenbecher von *Prunus padus*. Oder denken wir endlich, um noch ein letztes Beispiel herauszugreifen, an die Beziehungen, wie wir sie eben zwischen gewissen Blepharoplasten und Kernwanderung aufdeckten (s. S. 158).

Ganz besonders oft aber sehen wir bei lokalisiertem Flächen- oder Dickenwachstum einer Zelle den Kern in diese wachsende Region hineingerückt, um nach vollzogener „Arbeit" an den alten Platz zurückzukehren.

HABERLANDT hat bereits vor langen Jahren (1887) auf diese wichtigen Relationen eingehend hingewiesen, nachdem wohl als erster V. HANSTEIN (1880) sie kurz gestreift hatte. Und der erstgenannte Forscher formulierte seine Ergebnisse in dem Satz: „Der Kern befindet sich meist in größerer oder geringerer Höhe derjenigen Stelle, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solches, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut." Junge Epidermiszellen, deren Außenwände sich stärker als ihre Seiten- und Innenwände verdicken, besitzen in der Regel Kerne, die den ersteren anliegen (s. Fig. 79a für *Aloe verrucosa* mit ihren charakteristischen „Zellwandpapillen".) Und umgekehrt haben die Epidermiszellen von Frucht- und Samenschalen mit ihren starken inneren Wandverdickungen die Kerne auch an dieser Stelle stärkeren Wachstums gelagert (siehe Fig. 79b für *Scopolina atropoides*). In den Cystolithen-Zellen von *Goldfussia*, *Urtica* u. a. liegt der Nucleus immer so, daß er besonders nahe Beziehungen (in Form unmittelbarer Anlagerung) zum „Cellulosezapfen" zeigt. Und wenn, wie bei *Ficus elastica*, eine größere Entfernung da zu sein scheint, trat in den meisten Fällen ein beide verbindender Plasmastrang auf. Wo besondere Membraneinfaltungen vorhanden sind, wie in den „Armpalisaden" von *Sambucus*- und *Pinus*-Blättern oder den Blütenblättern von *Pelargonium*, stimmte die „HABERLANDTsche Regel" stets auffallend gut. Vor allem aber bieten die Haare eine große Menge Beispiele dafür, daß bei einseitig in die Länge wachsenden Zellen der Kern sich in die wachsende Region begibt. Ja bei verzweigten Haaren zeigte es sich (HABERLANDT 1887, S. 52), daß, „so lange der Kern im Hauptaste weiter rückt, dieser letztere im Längenwachstum bevorzugt erscheint, während die Seitenäste in Bälde zu wachsen aufhören. Wenn aber der Kern in einen Seitenast übertritt, so zeigt nunmehr dieser ein bevorzugtes Längenwachstum, während der Hauptast sein Wachstum einstellt". Haare, die länger an der Basis als an der Spitze wachsen, wie sie bei *Geranium sanguineum* vorkommen, haben denn auch ihren Kern nach der Basis verlagert (vgl. auch MLLE SOKOLOWA 1897).

Im Fall einer Thyllenbildung befindet sich der Kern ebenfalls häufig da, wo der Zellauswuchs stattfinden wird. Bei *Monstera deliciosa* bildet sich eine einzige Ausstülpung und der Nucleus geht hier hinein, um auch

da zu bleiben (s. übrigens das gleiche für *Cucurbita* nach TAMBA 1887). Bei *Robinia Pseudacacia* dagegen, bei der die Thyllen stets eine ganze Menge Auswüchse erhalten, bleibt der Nucleus zentral und wandert in keinen der einzelnen Fortsätze. MOLISCH (1888) hat dann darauf hingewiesen, daß gerade bei Thyllen diese Beziehungen oft sich nicht streng auffinden lassen und speziell bei *Monstera* die HABERLANDTsche Regel nicht zu stimmen schien. Aber er sah im Gegensatz zu HABERLANDT auch Thyllen mit mehreren Auswüchsen, also den „*Robinia*-Typus“, so daß ein Gegenbeweis nicht geführt wurde (s. auch BOEWIG 1904 für *Cassytha*, die wieder ganz mit der Regel harmonierte).

Zahllos sind die Beobachtungen, die in den nächsten Jahrzehnten die von HABERLANDT entdeckte Gesetzmäßigkeit bestätigten. Wir greifen im nachfolgenden eine Anzahl davon heraus. So wies V. ISTVÁNFFY (1895) darauf hin, daß sich bei den verschiedensten Pilzhyphen die Kerne immer nach dem Orte begeben, an dem eine Verzweigung erfolgt. Und GUÉGUEN (1899a) sah dann bei der Conidienkeimung von *Penicillium* „*glaucum*“ die Kerne nach den Spitzen des Keimschlauches auswandern, „où s'effectue la croissance“ (vgl. auch GUILLIERMOND 1913, S. 399). Zuweilen verhalten sich auch wachsende Pollenschläuche ähnlich. So und so oft ist beschrieben worden, wie die Kerne hier nach der Spitze wandern, in der ja zuweilen allein das Cytoplasma lokalisiert ist, und wie die wachsende Region von den älteren durch Cellulosekapseln abgeschlossen wird. Hört einmal die Spitze des Pollenschlauchs zu wachsen auf, und beginnt sich dafür an anderer Stelle der Schlauch zu verlängern, so wandert der „vegetative“ Kern an diese neue Stelle (z. B. HIRASE 1897 für *Gingko*, IKENO 1898b und WEBBER 1901 für Cycadeen (vgl. auch die Hypothese von EAST und PARK 1918; s. oben S. 111).

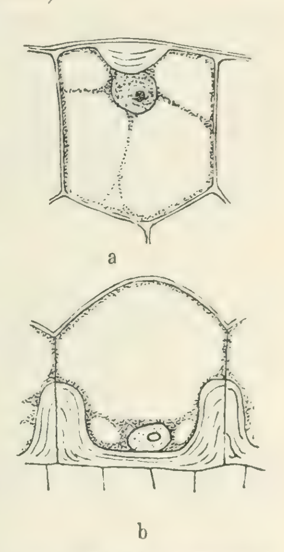


Fig. 79. a *Aloë verrucosa*. Epidermiszelle mit beginnender Zellwandpapille. b *Scopolina atropoides*. Epidermiszelle der Samenschale mit starker einseitiger Membranverdickung. (Nach HABERLANDT.)

MLLE SOKOLOWA (1890) beschrieb, wie in den nach dem Innenraum vorwachsenden Zellen des jungen Gymnospermen-Prothalliums die Kerne häufig gerade nach der wachsenden Seite hin gelagert sind. Und seitdem ist das oft genug verifiziert worden. Ebenso verhalten sich die wachsenden Embryosäcke der Angiospermen, wie HEGELMAIER (1885, S. 19) für *Adonis*, OSTERWALDER (1898, S. 277) für *Aconitum*, HEIMANN-WINAWER (1919, S. 47) für *Colchicum* u. a. m. konstatierten.

MIEHE (1901) gibt an, daß bei den Regenerationsvorgängen im Blatte von *Tradescantia* das erste Anzeichen, welches das Austreiben der Zelle an einem bestimmten Punkte ankündigt, das ist, daß ihr Kern dorthin wandert und sich hier der Zellmembran dicht anschmiegt. Die Stelle baucht sich dann sanft aus „und zwar ganz umschrieben, etwa so weit der Kern der Wand anliegt“. Dann zieht sich der Nucleus zurück, bleibt aber in der Nähe und steht mit der dicken Plasmaschicht im Zell-

ende durch Plasmastränge in dichter Verbindung. Ruft „ihn etwa die Notwendigkeit, eine weitere Ausstülpung zu veranlassen, nach einer andern Stelle", so geht er eben dahin, und werden gleichzeitig mehrere Ausstülpungen angelegt, so folgt er der jüngsten. Ist einmal die Aussackung vorhanden, so kann sie auch ohne auffällige Beteiligung des Kernes weiter wachsen (Fig. 80) (vgl. auch JAHRMANN 1913).

Schon HABERLANDT (1890, S. 395) war es aufgefallen, daß bei *Spirogyra* in den zur Kopulation schreitenden Fadenzellen der Kern im auswachsenden Ende liegt. Und für die gleiche Gattung zeigte dann VAN WISSELINGH (1909, S. 171), daß bei den durch seine Centrifugierversuche (s. oben S. 144) zweikernig gewordenen Zellen diese da, wo ihre Kerne lagen, „lokale Auftreibungen erfuhren". Waren die Kerne mit den Chloroplasten an ein Zellende zentrifugiert, so konnte dies allein dicker wachsen und das andere seine ursprüngliche Breite behalten. v. NEUENSTEIN (1914, S. 52) meinte sogar, daß bei *Spirogyra* und andern Algen die Kerngröße mit der Dicke der Zellmembran in proportionalem Verhältnis stehen könne. Bei *Spirogyra* wenigstens fand er die Regel bestätigt, daß, je dicker die Membran, desto größer die Kernmasse war. Ein Vergleich mit andern Spezies zeigte, daß die Regel sich selbst weiter ausdehnen ließ. *Microspora* mit ihrer eigenartigen dicken Membran besaß einen Riesenkern, während *Zygnema* eine sehr zarte Membran und einen kleinen Nucleus aufwies. Und, da wir gerade bei den Algen sind, wollen wir auch hervorheben, wie nach Beobachtungen STRASBURGERS (1875, 1880a), VAN WISSELINGHS (1908, 1913b), K. MEYERS (1913), v. NEUENSTEINS (1914), Miss ACTONS (1916), W. ZIMMERMANNS (1921) usw. die Kerne beiderseits der neugebildeten Zellwand zustreben und sich ihr dicht anlegen. Erst wenn die Wand fertig gebildet ist, begeben sich die Nuclei wieder in die Mitte ihrer Zellen (Fig. 81).

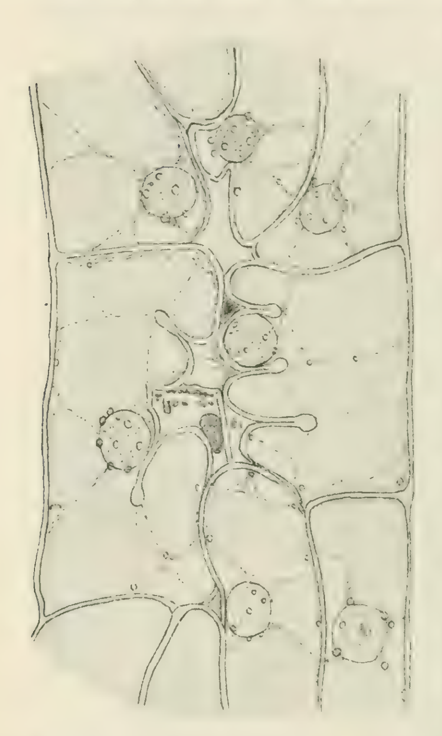
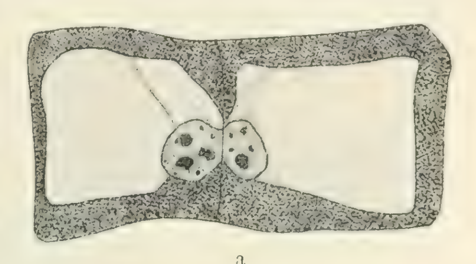


Fig. 80. *Tradescantia virginica.* Epidermiszellen in Regeneration begriffen. Drei Tage nach der Verwundung. Vergr. 320. (Nach MIEHE.)

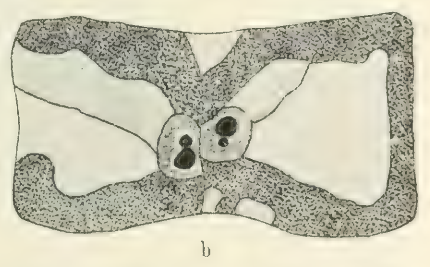
H. BACHMANN (1904) sah weiterhin, wie während des Wachstums der Auxosporen von *Cyclotella bodanica* der anfangs zentral gelegene Kern an eine Wand der „Primärmembran", des sog. „Perizoniums" wandert und wie dann an dieser Stelle eine kugelige Kieselschale ausgebildet wird, die erst als „definitive" Schale anzusehen ist. Ist sie fertiggestellt, so wandert der Kern auf die entgegengesetzte Seite und „veranlaßt" hier die Anlegung der zweiten Schale. Dann erst begibt er sich in seine zentrale Position zurück.

Ähnliche Beispiele liefern die Peridineen mit ihren so seltsamen „Membranhörnern". KRAUSE (1911) wie O. HARTMANN (1914) weisen darauf hin, daß, sowie ein Horn angelegt wird, der Kern in dessen Nähe rückt. Wo einmal das Hornwachstum sistiert war, lag auch der Nucleus in der Zellmitte.

ROSEN (1893, S. 248) machte merkwürdige Angaben über die Beteiligung der Kerne in den Fruchtkörpern von *Fuligo*. Da, wo später die Membranen ausgebildet werden, finden sich die Nuclei in großer Zahl ein und verlieren dabei offenbar Substanz, die nach Lösung zur Verdickung der Sporangialwand, der Capillitiumfasern oder der Sporenmembran Verwendung zu finden schien.



a



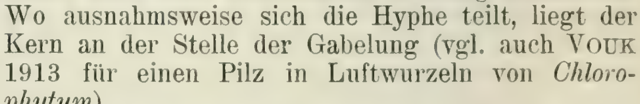
b

Fig. 81. *Microspora amoena*. a Die junge Zellwand ist soeben ausgebildet, die noch nicht ganz in „Ruhe" befindlichen Kerne sind ihr dicht angelagert. b desgl. nach beendeter Teilung. Die Tochterkerne liegen noch dicht zusammen und haben sich gegeneinander resp. gegen die Zellwand abgeplattet. Vergr. 1532. (Nach v. NEUENSTEIN.)

STRASBURGER hatte schon lange vor Aufstellung der HABERLANDTschen Regel im Jahre 1882a (S. 244) beobachtet, wie vor der Bildung des Periniums von *Marsilia* und *Salvinia* die Periplasmodiumkerne sich „dichtgedrängt, mit abgeflachter Seite" der farblosen Hülle auflagerten „und auch in derselben Weise dem in Bildung begriffenen Perinium angeschmiegt" blieben. Und ähnlich enge Beziehungen sind dann oft gerade für die Periplasmodien zahlreicher Gewächse gesehen worden. Wir erinnern uns hier unserer früheren (S. 126) Ausführungen über die einwandernden Tapetum-Kerne.

v. DERSCHAU (1900) studierte eingehend die schon bei HABERLANDT (1887, S. 32ff.) aufgeworfene Frage der Wandverdickungen in den Peristomzellen der Laubmoose, und auch hier zeigte sich „die leitende Rolle des Kerns". Er wanderte beständig hin und her, aber stets in innigster Berührung mit der Verdickungsmasse. Seine Größe konnte dabei etwas abnehmen. Nach der Seite der Wandverdickung hin war er in eine oder mehrere Spitzen ausgezogen (v. DERSCHAU 1904). Ganz analoges fand derselbe Autor in den sich lokal verdickenden Epidermiszellen von *Olea aquifolia*. Und dafür, daß auch innerhalb der Kerne eine einseitige Lagerung der „ergastischen" Nucleolen zu beobachten ist, mögen v. DERSCHAUs (1904, S. 404) Funde für den Embryosackwandbeleg von *Fritillaria* herangezogen werden. Offenbar wird ihre Substanz gelöst und bei dem Stoffumsatz für die junge Membran verbraucht, die sich zwischen den Tochterkernen ausspannen soll (Fig. 82). Damit knüpft der Autor an die älteren Funde STRASBURGERS (1888, S. 189) an, welcher bereits das Ansammeln von Nucleolarsubstanz an der „Gegenpol"seite beschrieben hatte.

Häufig vermögen sich die „Wirtszellen“ nach Eindringen von Pilzhyphen oder deren Haustorien gegen den Angreifer durch Abscheidung einer Cellulosekappe zu schützen. Dies kommt augenscheinlich unter der sehr tätigen Mitwirkung des Kerns zustande, wenn man aus dessen Wanderung nach der „bedrohten“ Stelle das schließen darf (s. z. B. v. GUTTENBERG 1905, S. 25). Dringen bei *Zea Mays*, infiziert von *Ustilago Maydis*, mehrere Hyphen nacheinander in die Zelle ein, so kann sich der Kern zu jeder begeben und sich an der Umscheidung beteiligen. Erfolgt die Invasion aber gleichzeitig, so hilft sich die Zelle dadurch, daß der Kern sich einer Hyphe anlegt, mit den übrigen aber durch dichte Plasmastränge in Verbindung tritt. In anderen Fällen kann der Nucleus auch eine intermediäre Stellung einnehmen. Wo ausnahmsweise sich die Hyphe teilt, liegt der Kern an der Stelle der Gabelung (vgl. auch VOUK 1913 für einen Pilz in Luftwurzeln von *Chlorophytum*).



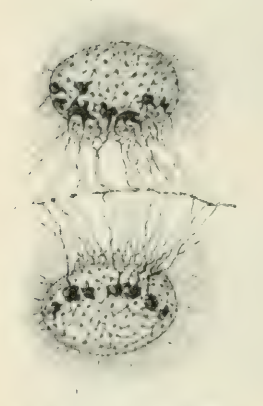


Fig. 82. *Fritillaria imperialis.* Embryosackwandbeleg. Einseitige Lagerung der Nucleolen. Vergr. 400. (Nach v. DERSCHAU.)

Und um ein Beispiel für Abwehr gegen einen tierischen Feind zu nennen, so sei nur auf ZWEIGELTS (1914, S. 310) Beobachtung hingewiesen, der für den Stich der Blattlaus *Siphonophora Rosae* auf *Rosa* die aktive Rolle des Kerns bei der an der „gefährdeten Seite“ vorgenommenen Celluloseabscheidung betont. Das gleiche fand sich nach Stichen von Blattläusen auf *Evonymus*- und *Sambucus*-Blättern, wenn auch die Wanderung des Kerns hier insofern ganz „unzweckmäßig“ ist, als er infolge des eingedrungenen Giftes bald abstirbt.

Gar kein Zweifel scheint mir aber darüber zu sein, daß in sehr vielen Fällen die intracellulare Cellulosebildung eine Alterserscheinung der Zelle ist und nicht eine unmittelbare Beteiligung seitens des Kerns erfordert. Hierher dürften die oft beschriebenen „Cellulosebalken“ in den Embryosackhaustorien von *Pedicularis* (SCHACHT 1863, BERTHOLD 1886, TISCHLER 1899, 1901a, SCHMID 1906) und anderen Scrophulariaceen, z. B. bei *Veronica* (BUSCALIONI 1893a, b, DOP 1913b) gehören, ferner die bei Stylidiaceen (BURNS 1900), Ericaceen und Epacridaceen (SAMUELSSON 1913), Burmanniaceen (A. ERNST und CH. BERNARD 1912a, S. 180) und den Suspensorhaustorien von *Hydrostachys* (PALM 1915, der freilich nicht recht an die Senilität der Vorgänge glauben will). Desgleichen möchte ich die Abscheidungen bei den ROSANOFFschen Kristallen der Aroideen (JOHOW 1880, S. 22) sowie die „cellulosige Degeneration“ in Suspensor und Endosperm bei *Phaseolus* (BUSCALIONI 1892b) sowie in der Epidermis vieler Samenschalen (BUSCALIONI 1892b, 1893a, TISCHLER 1900, 1901a) als Alterserscheinung deuten, umsomehr als hier zuweilen ein allmählich fortschreitendes Absterben des Zellkerns zu beobachten ist. Freilich ist es wohl überall denkbar, daß der allererste Anstoß der Celluloseabscheidung noch vom intakten Nucleus ausgeht. Ja selbst bei dem Cellulose„schutz“, von dem wir soeben gegen eindringende Parasiten sprachen, ist es oft fraglich, wo die Grenze zwischen dem „intakten“ und dem „senilen“ Zustand liegt.

Ganz unzweifelhaft sind doch z. B. die querwandähnlichen Septen in den *Exoascus*-Gallen auf *Alnus incana*, die nach Degeneration des Kerns entstanden (V. GUTTENBERG 1905), der Anfang des Zellentodes. Und Ähnliches beschreibt SPRATT (1912 b, S. 807) von den Wurzelknöllchen bei *Podocarpus*, wo in gewissen Zellen „numerous cellulose bars on the walls of the cells“ auftreten, „which gives them a scalariformly striated appearance“. Für diesen Vorgang scheinen die Kerne mitsamt dem zugehörigen Cytoplasma ganz aufgebraucht zu werden. (Vgl. auch die Zusammenfassung bei KÜSTER 1916, S. 299, und unter Abschnitt „Zellmembran“ dieses Handbuches.) Aber auch, wo diese auffälligen

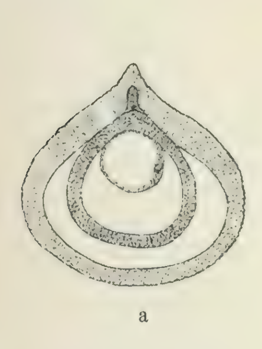




Fig. 83. *Selaginella spec.* a *S. helvetica.* Schnitt durch eine jugendliche Makrospore. Exospor weit vom Mesospor, dieses weit von der Plasmablase abgehoben. b *S. Martensii.* Desgl. Schnitt durch eine etwas ältere Spore. Vergr. 360. (Nach FITTING.)

Kernveränderungen nicht vorhanden sind, sprechen manche Autoren ohne weiteres von einer Senilitäts-Erscheinung, so COLLEY (1918, S. 628) bei den Celluloseabscheidungen, die um die Haustorien von *Cronartium ribicola* im Gewebe von *Pinus Strobus* vor sich gehen.

Die letzten Fälle werden uns schon davor warnen, das weitere Wachstum der Cellulosebalken und ähnlicher Dinge dauernd nur unter Assistenz des Zellkerns für möglich zu halten. Ja wir haben selbst einige Angaben, aus denen hervorgeht, daß einmal angelegte Cellulosewände nicht nur ohne Zellkernnähe, sondern selbst ohne direkte Beteiligung des Cytoplasmas der betreffenden Zelle weiter zu wachsen vermögen. Berühmt geworden ist da vor allem der von FITTING (1900) beschriebene Fall für das Wachstum der äußeren Sporenhäute von *Selaginella* und *Isoetes*[1]) (Fig. 83a und b). Miß LYON (1901, 1905), DENKE (1902), CAMPBELL (1902) haben alles Wesentliche bestätigt, wenn sie auch in der Deutung mit FITTING nicht immer übereinstimmen. Und STRASBURGER (1907a) machte dann später ähnliche Angaben für die Makrosporen von *Marsilia*; (vgl. ferner W. C. STEVENS

[1]) Schon HEINSEN (1894) hatte, allerdings in unrichtiger Weise, die Unabhängigkeit des Membranwachstums festzustellen geglaubt.

1911 für *Aneimia*). Für die Pollenkörner habe ich selbst (TISCHLER 1908) mich bemüht, ein ähnlich charakteristisches Beispiel zu erbringen, nämlich für die eines *Mirabilis*-Bastards, bei denen trotz fortschreitender Taubheit im Innern eine Weiterausbildung der Membran möglich zu sein scheint. Und BEER (1905, 1911) hat ähnliches, wenn auch weniger ausgeprägt, für *Oenothera*- und *Ipomoea*-Pollen beschrieben.

Überall handelt es sich um eine — wohl unter dem Einfluß von Nachbarzellen — fortschreitende Celluloseabscheidung, für deren ersten Beginn das Wirken des eigenen Zellkerns keineswegs ausgeschlossen ist.

Aber es gibt auch eine Reihe von Beispielen, bei denen ausgeprägt lokales Dicken- oder Flächenwachstum vorhanden ist und eine unmittelbare Beteiligung des Zellkerns, wenigstens soweit man dessen Wanderung nach dieser Stelle als Kriterium benutzen will, nicht zutrifft. Hier setzte nun die Opposition gegen HABERLANDT ein. v. HANSTEIN (1879, S. 158) hatte bereits gefunden, daß der Kern in manchen Trichomen auf „der nach dem Inneren zu liegenden Grundwand" bleibt und PFEFFER (1886, Taf. II, Fig. 5) eine Abbildung der Wurzelhaare von *Hydromystria stolonifera* gebracht, bei denen der Nucleus dauernd in der erweiterten Basis des Haars liegen bleibt, trotzdem dieses energisch in die Länge wächst (vgl. auch PFEFFER 1897, S. 50). Er glaubte, daß hier vielleicht „rein mechanische Verhältnisse" den Kern verhindern könnten, der wachsenden Zone zu folgen. Da wir jedoch die leichten Formveränderungen kennen, die die Kerne erfahren können, dürfte uns dieser Grund nicht genügen. Ebenso zeigte POIRAULT (1893), daß die Wurzelhaare von *Equisetum*, *Marsilia* und anderen Farnen schon eine beträchtliche Länge erreicht haben können, wenn die Kerne noch an der Basis liegen. Und er sah, daß der Kern auch später, wenn er nach der Spitze wandert, stets in einer bestimmten Entfernung vom Zellende liegen bleibt. KÜSTER (1907) wies zusammenfassend darauf hin, daß in der Tat außer dem „HABERLANDTschen Typus", bei dem sich der Kern in der Region des größten Wachstums befindet, ein zweiter existiert, bei dem er stets an der Basis bleibt. Neben dem Kern-Verhalten der Wurzelhaare von *Hydromystria*, welches er bestätigt, sah er, daß auch viele andere Wasserpflanzen wie *Hydrocharis morsus ranae*, *Potamogeton lucens*, *Stratiotes aloides*, *Vallisneria spiralis*, *Hydrilla verticillata* und *Zostera marina* diesem anderen Typus folgen. Und bei vielen erdbewohnenden Monocotylen sowie bei den Luftwurzeln von *Vanda* oder *Philodendron* rückt, wie in POIRAULTS Fällen, der Kern trotz anfänglicher basaler Lagerung später nach der Spitze vor, aber seine Lage bleibt doch absolut wechselnd (s. auch KÜSTER 1913 für die Haare und die „Erineum"-Zellen von *Tilia*-Blättern sowie Miß ROBERTS 1916, S. 494). Ich möchte hinzufügen, daß selbst da, wo von den Haaren noch eine besondere „Funktion" verlangt wird, der Kern eine sehr wechselnde Position haben kann. Ich sah das (TISCHLER 1921) neuerdings schön an den „Zwischenwanddrüsen" (HABERLANDT 1918a, S. 477) von *Rhododendron*. Irgendeine bevorzugte Lage, etwa in den schmalen Teilen der Zelle, zwischen den Stellen, an denen das Sekret ausgeschieden ist, war nie zu sehen. Ebenso wenig war in jugendlichen Stadien eine Beziehung zu irgendeinem besonderen Teil der Zelle zu erkennen.

HABERLANDT selbst (1887) hatte ein „Verständnis“ auch dieser abweichenden Fälle anzubahnen gesucht, indem er darauf hinwies, daß selbst bei starkem Längenwachstum noch daneben ein Interkalar-Wachstum vorhanden sein kann, das den Nucleus dann hier besonders „beansprucht“. Und eine Anzahl der von uns oben aufgeführten Beispiele mag damit auch in der Tat erklärt werden (vgl. ferner COUPIN 1909). Aber HABERLANDTS Schüler WINDEL (1916) fand, daß diese Vorstellung nicht ausreicht. Er konstatierte nämlich, als er das Verhalten der Wasserpflanzen nachprüfte, daß diese sich ganz verschieden verhalten, wenn sie im Wasser und wenn sie in nassem Sande kultiviert werden. In letzterm Fall (s. Fig. 84) bildeten sich Haare aus, die ganz im HABERLANDTschen Sinne den Kern an der Spitze führten. Der Hauptunterschied dürfte hier der sein, daß die Plasmaströmung eine viel langsamere ist. Mit der Annahme, daß in den Fällen, in denen eine schnellere Zirkulation auch die entsprechenden vom Kern für das Wachstum abgegebenen „Fermente“ schneller an Ort und Stelle bringen kann und demzufolge dann hier eine unmittelbare Kernlagerung unnötig wird, hätten wir aber gleich diese scheinbar so ganz widerstrebenden Beispiele „umgedeutet“.

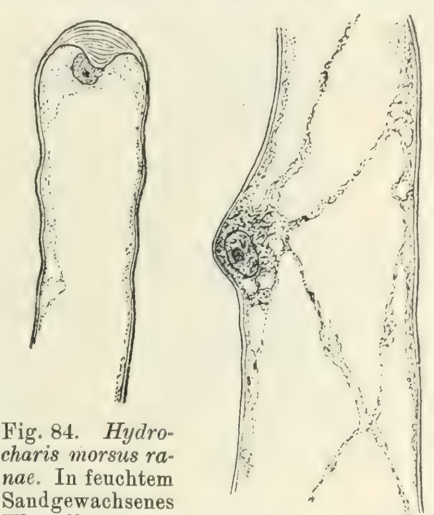


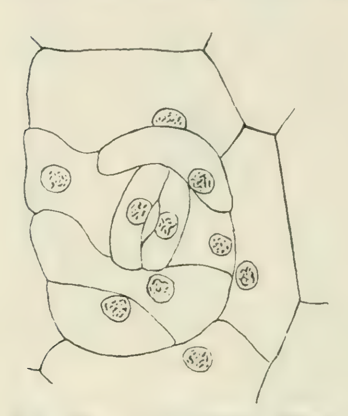
Fig. 84. *Hydrocharis morsus ranae.* In feuchtem Sandgewachsenes Wurzelhaar mit polsterförmiger Membranverdickung am Scheitel, der der Zellkern anliegt. (Nach WINDEL.)

Fig. 85. *Sinapis alba.* Stück eines jungen Haares mit der Anlage eines Seitenzweiges Hier auch der Kern gelagert. (Nach WINDEL.

Daneben fiel es WINDEL auf, daß auch eine „abweichende“ Kernlagerung einfach damit in Zusammenhang gebracht werden kann, daß hier Verzweigungen der Haare stattfinden (Fig. 85). Dann aber würde dasselbe gelten, was wir oben für die Verzweigungen von Pilzhyphen hörten. Und ferner erfuhren wir bereits, daß die Ausbildung besonderer Plasmastränge, die den Kern mit der wachsenden Region verknüpfen, eine unmittelbare Annäherung zu ersetzen vermag. Wenn nun die Gegner sagen, dann könnten ja überall solche Stränge genügen, oder wie PFEFFER im Bilde meinte, dann könnten ja immer per Telephon „die Mitteilungen und Befehle in weiter Ferne widerhallen“, so kann HABERLANDT leicht darauf antworten (1918a, S. 28), „daß Mitteilungen und Befehle am sichersten und deutlichsten dann übermittelt werden, wenn Auftraggeber und Diener einander nahe gegenüberstehen“.

Warum das eine Mal der eine, das andere Mal der andere Modus gewählt ist, wissen wir nicht. Ein physiologisches Verständnis des von HABERLANDT angenommenen Ökologismus haben wir zunächst noch nicht. Erst weiter unten werden wir versuchen, durch die Frage nach den Ursachen der Wanderungen Erklärungen für die Zukunft anzubahnen. Jedenfalls ist es nicht allzu schwer, auch sonst Beispiele zusammen-

zustellen, die der „naivsten“ Fassung von HABERLANDTS Regel widersprechen. KÜSTER (1907) führt z. B. die Fühlpapillen von *Centaurea orientalis*, die Laubblatt-Epidermis von *Iris Pseudacorus*, von *Hakea acicularis* und *Listera*, die Endodermis von *Aspidium articulatum*, den Fruchtknoten von *Passiflora gracilis*, *Gossypium herbaceum*, *Raphanus* usw. an, bei denen einseitige Wandverdickung vorhanden ist und der Nucleus dieser Zone nicht anzuliegen braucht. In einer folgenden Abhandlung (1908) sucht KÜSTER auch aus der Literatur noch Fälle zusammen, die nicht harmonieren, so für Thyllen (MOLISCH 1888, s. aber oben S. 161, vgl. auch V. ALTEN 1909, S. 13) und Pilzverzweigungen (vgl. auch noch MAIRE 1902, S. 184, GUILLIERMOND 1913, S. 399). Man denke ferner an Verzweigungen von Pollenschläuchen (z. B. TSCHERNOYAROW 1915 für *Myosurus*), an solche von Embryosackhaustorien (OTTLEY 1918 u. a.). Trotzdem kann gerade die Lage des Kerns hier doch sehr „typisch“ sein (s. DOP 1913a für *Buddleia*). Weiterhin hatten BEHRENS (1890b) und KNY (1906, S. 455) gesehen, daß die Ausstülpungen von *Spirogyra* ohne „aktive“ Tätigkeit des Kerns möglich sind, und COPELAND (1902) bei *Sp. crassa* gefunden, daß sich der Kern sogar nach dem der Ausstülpung entgegengesetzten Zellende bewegen kann.


Fig. 86. *Tradescantia pilosa*. Spaltöffnungen mit Nebenzellen. (Nach KÜSTER.)

Über Beziehungen des Kerns zur Zellteilung werden wir erst im nächsten Abschnitte (Kap. 4d) zu sprechen haben.

Alle diese Fälle können aber die Erkenntnis nicht verdunkeln, daß außerordentlich oft die von HABERLANDT aufgestellten Beziehungen vorhanden sind und daß aller Wahrscheinlichkeit nach der Kern dabei eine aktive Rolle übernimmt. Ohne weiteres nämlich kann die Lage des Nucleus allein diese Aktivität noch nicht verbürgen. Man muß immer das Gesamtverhalten der Zelle im Auge behalten. KÜSTER (1907) weist darauf hin, daß häufig rein mechanische Momente eine Verlagerung des Kerns an die „gewünschte“ Stelle bedingen. So ist es ihm nicht zweifelhaft, daß in Schließzellen der Spaltöffnungen oder deren Nebenzellen die Lage des Kerns an der konkaven Seite einfach durch die Zellform aufgezwungen sein kann (Fig. 86).

Auch bei *Iris*-Blättern springen die jugendlichen Schließzellen „stark vor und beeinflussen dadurch die Form der an ihren Längsseiten anliegenden Epidermiszellen“. Ihr Kern liegt hart an der Schließzellwand. Bei weiterem Wachstum „schwindet der formbestimmende Einfluß der Spaltöffnungszellen mehr und mehr, und der Kern der letzteren liegt später in der Mitte der Zelle, ohne örtliche Beziehungen zu den Schließzellen erkennen zu lassen“.

Ähnlich könnte die Kernlage erklärt werden, wenn (NĚMEC 1910a, S. 411ff.) in der sich streckenden Wurzelrinde bei *Pteris arguta* u. a. die Nuclei mit großer Regelmäßigkeit den äußeren Wänden anliegen oder wenn im eingerollten Teil der jungen Blätter von *Scolopendrium*

die Epidermiskerne der inneren periklinalen Wand, die der äußeren Schichten des Mesophylls wieder den äußeren Wänden anliegen.

Ob das „aktiv“ oder „passiv“ bedingt ist, ist freilich noch nicht genau erwiesen. Und wir dürfen wohl nicht daran zweifeln, daß in der Tat manche uns ökologisch unerklärliche Kernwanderungen auf aktive Kernbewegungen zurückzuführen sind. Denn bei unseren Versuchen, im Anschlusse an HABERLANDT das physiologische Geschehen auch als nutzbringendes zu deuten, können wir uns doch der Tatsache nicht verschließen, daß sicherlich vielfach „gleichgültiges“ resultiert. Warum z. B. stellen sich die Tochterkerne nach der Teilung in den Zellen von *Ulothrix subtilis* (HAASE-BESSELL 1910a) anfangs so, daß die sie trennende „Kernspindel“ ihre längste Achse parallel den Querwänden des Fadens hat, und warum begeben sich kurze Zeit darauf die Kerne aneinander vorbei und liegen jetzt hintereinander in der Längsachse? Warum ist ganz oder fast ganz allgemein in den Zellen des Eiapparats der Blütenpflanzen der Nucleus bei der Eizelle nach dem Embryosackinnern gelagert, bei den Synergiden dagegen central oder nach der Mikropyle zu[1])? Und warum lassen manche Pflanzen die Synergiden und Eizelle wieder ganz gleich aussehen, so nach MALTE (1910) *Mercurialis annua*?



Fig. 87. *Pyronema confluens.* ♂ und ♀ Nuclei im Ascogon in eine dichte Masse zusammengewandert. Die ascogenen Hyphen erscheinen als Knospen ganz unabhängig davon. (Nach HARPER.)

Ferner denken wir an die oft sehr charakteristischen Kernwanderungen in mehrkernigen Zellen, die uns zum Teil noch unten (Kap. 8) näher beschäftigen sollen, aber auch an andere wie die im jugendlichen Oogon der Phycomyceten und Siphoneen, im Ascogon der Ascomyceten (Fig. 87) usw. Und gerade hier können wir sehen, wie die Anfänge der „askogenen Hyphen“ ganz unabhängig von der klumpenförmigen Lagerung der Kerne an den verschiedensten Seiten aus dem Ascogon heraussprossen (HARPER 1900a). Man vergleiche über solche „Sprossungen“ von Hefen, Conidien, Basidiosporen usw. Kap. 4d.

„Verständlicher“ erscheint uns schon wieder die wechselnde Kernstellung in den unbefruchteten und befruchteten Eizellen der Gymnospermen. Nur ist der Eikern anfangs, d. h. vor Zutritt des ♂ Kerns, central gelagert oder gar nach der Seite der Bauchkanalzelle hin verschoben. Nach der Kernkopulation begibt sich der Zygotenkern ganz ans entgegengesetzte Ende, um sich hier mehrfach zu teilen. Der sich entwickelnde Embryo wird so besser ins Nährgewebe zu liegen kommen, als wenn er an der ursprünglichen Seite der Kernlagerung sich ent-

[1]) Eine Notiz von Miss OTTLEY (1918, S. 294) weist darauf hin, daß das nach dem Alter der Zellen wechseln kann. Bei *Impatiens Sultani* rücken nämlich die Kerne auch in den Synergiden nach der Basis, da oberhalb große Vakuolen auftreten, die in der Jugend fehlten (vgl. hier die wenige Literatur, die wir über wechselnde Kernstellung in den Synergiden haben).

wickelte. Über die physiologische Bedingtheit wissen wir jedoch auch nicht ein Haar mehr als bei den kurz vorher genannten Beispielen. Sicherlich werden die Stoffwechselvorgänge, die das Eintreten einer Kernteilung zur Folge haben, viel Einfluß auf solche Wanderungen nehmen. Und so sind sie denn gerade oft vor intensiver Kernteilungstätigkeit beschrieben worden. Ich denke da, als an ein besonders markantes Beispiel, an die Bewegungen des Nucleus in der Diatomeenzelle (LAUTERBORN 1896 für *Surirella*). Vor Beginn der Teilung wandert der Kern hier von der Zellmitte nach einem Zellende, um nach beendeter Teilung sich wieder central einzustellen.

In einzelnen Fällen hat man sich auch über die Schnelligkeiten zu unterrichten vermocht, mit der die Kerne wandern. Besonders geeignet dafür sind die Haarzellen gewisser Cucurbitaceen und Compositen, bei denen wir ebenfalls keinen besonderen ökologischen Nutzen für die Zelle davon verspüren. Schon V. HANSTEIN (1870, S. 225, 1880b) machte auf die Schnelligkeit der Bewegung hier aufmerksam. Die Geschwindigkeit wechselt, ohne daß wir dafür Gründe angeben könnten. Häufig kann der Nucleus in relativ kurzer Zeit das ganze Zellumen durchwandern. A. ZIMMERMANN (1896) gibt ein instruktives Bild (s. Fig. 88), das uns den vielfach verschlungenen Weg kennen lehrt, den der Kern nach und nach zurücklegen kann. Der zufällige Ausgangspunkt der beobachteten Wanderung lag bei a 10^h 38′. In b war der Nucleus um 11^h 12′, in c um 11^h 28′, in d um 11^h 32′, in e um 12^h 8′, in f um 12^h 27′, in g um 12^h 52′, endlich in h um 2^h 30′. Neuerdings studierte BOBILIOFF-PREISSER (1916) die gleichen Objekte, und es stellte sich dabei heraus, daß die intensiven Kernwanderungen erst durch das Übertragen der Haare in die Untersuchungsflüssigkeit zustande kamen. Dadurch scheint es zu einer „Veränderung der Stoffwechselbeziehungen zwischen Plasma und Kern" zu kommen, und das würde die Beschleunigung der Kernbewegung hervorrufen.

Um auch ein mykologisches Beispiel anzuführen, mag noch auf RACIBORSKIS (1907, S. 914) Messungen bei *Basidiobolus ranarum* verwiesen sein. Bei dem Längenwachstum der Hyphen bewegten sich sowohl Cytoplasma wie Zellkern nach vorn, ohne daß aber die beiden Bewegungen streng gleichmäßig erfolgten. Die Entfernung der Zellspitze bis zum Kern wechselte daher etwas. In einem Falle betrug sie im Maximum 141, im Minimum 117 μ. In einem andern waren die Zahlen 181 resp. 162 μ. Die Vorwärtsbewegung des Kernes war im ersten Fall in 5 Minuten im Minimum 4, im Maximum 23 μ (!), im zweiten im Minimum 2, im Maximum 10 μ gewesen.

Es läßt sich denken, daß sogleich nach der ersten Beobachtung dieser Kernbewegungen auch die Frage nach ihrer Ursache aufgeworfen und insbesondere diskutiert wurde, ob man sie als rein passiv, d. h. nur durch die Bewegungen des Cytoplasmas veranlaßt (wie es V. HANSTEIN 1879 wollte), oder als aktiv aufzufassen habe. Auch wir haben diese Probleme ja bereits gestreift. Wir sind uns jetzt wohl darüber sicher, daß wir für beide Formen der Fortbewegungen Beispiele haben (s. a. PFEFFER 1904, S. 740). Nach aktiven Bewegungen werden wir z. B. da suchen, wo sie in einem sonst ruhenden Cytoplasma erfolgen oder doch nicht der des Plasmas entsprechen, oder endlich, wo wir amöboide Formveränderungen haben, die wir als Zeichen für lebhaften Stoffwechselaustausch zwischen Kern und Cytoplasma kennen lernten. Denken wir

z. B. an W. MAGNUS' (1900) oder BURGEFFS (1909) Schilderungen über das Entweichen des Kerns in den Pilzverdauungszellen der Mykorrhizen aus den ihn umschlingenden Hyphen! Derlei Bewegungen pflegen wir uns ja an Modellen zu verdeutlichen, indem wir z. B. Quecksilbertröpfchen mit $K_2Cr_2O_7$-Kristallen in HNO_3 zusammenbringen und nun durch die teilweise erfolgende Oxydation des Hg und die dadurch hervorgerufene Veränderung der Oberflächenspannung mitunter selbst stärkere „amöboide" Bewegungen des Quecksilbers erreichen. Aber PFEFFER zeigte schon, daß nicht immer eine Entscheidung zwischen „aktiv" und „passiv" so einfach möglich ist. Denn überall da, wo „die entscheidende Anomogenität der Oberflächenspannung nur durch die entsprechende Stoffwechseltätigkeit usw. des umgebenden Cytoplasmas erzeugt wird, kann man zweifelhaft sein, ob man von einer aktiven Lokomotion des Kernes reden soll. . . Die motorische Energie wird aber ohne eine direkte Beteiligung des Zellkernes geschaffen, wenn dieser nur dirigierend wirkt, d. h. wenn er sich durch eine auslösende Wirkung in irgend einer Weise die motorische Betätigung des Cytoplasmas nutzbar macht. Auch in diesem Falle kommt dem Nucleus mit Bezug auf die direktive Wirkung eine Aktivität zu, die man ihm aber nicht zusprechen kann, wenn man die mechanische Eigenbetätigung als Kriterium der Aktivität ansieht".



Fig. 88. *Bryonia dioica.* Haarzelle mit Kern und der vom Kernmittelpunkt durchlaufenen Bahn. Vergr. 200. (Nach A. ZIMMERMANN.)

Wir haben demgegenüber zu sagen, daß wir an eine rein direktive Leistung des Kerns im allgemeinen nicht glauben; scheinen doch die Wechselbeziehungen zwischen Plasma und Kern vielmehr, wie wir näher ausführten, derart zu sein, daß der Kernchemismus weitergehend in Mitleidenschaft gezogen wird. Dann aber würde auch der Kern entscheidenden Anteil (wenn auch vielleicht nicht den einzigen) an der Leistung „motorischer Energie" haben und dann dürfen wir unbedenklich von seiner Aktivität reden.

Die rein passiven Kernbewegungen bedürfen keiner näheren Erklärung, denn die Nuclei „bewegen" sich dann nicht anders als Korkstückchen, die man in fließendes Wasser geworfen hat. Das hatte bereits V. MOHL (1846, Sp. 91, 93) gesehen, als er die Plasmaströmungen in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* sowie in den Blattzellen von *Sagittaria* und *Vallisneria* studierte (s. a. HAUPTFLEISCH 1892a). Das kann man in den strömenden vielkernigen Zellen der *Siphonales* gut beobachten. SCHMITZ (1880b, S. 190), BERTHOLD (1880, S. 76), A. HANSEN (1897) und NOLL (1893) usw. begründeten ja darauf ihre Vorstellungen, daß der von SACHS geprägte „Energiden"-Begriff hier ganz seinen Wert verlöre (vgl. oben S. 107). Ich halte es aber für absolut ungerechtfertigt, wenn LIDFORSS (1915, S. 261) diesen Modus auf alle Kernbewegungen überhaupt ausdehnen möchte. Die Kerne sollen nach ihm stets „von dem sich bewegenden Plasma geschoben, unter Umständen sogar gewälzt und gedreht" werden, „bewegen sich aber niemals durch amöboide Formveränderung". Und wenn man derartiges beschrieben habe, so handele es sich nur um „passive, durch den Zug des Plasmas entstandene Dehnungen".

Demgegenüber hat noch jüngst BOBILIOFF-PREISSER (1916) gezeigt, daß nicht nur in Zellen ohne größere Plasmabewegung, sondern (1917a) selbst bei Vorhandensein von solchen doch aktive Kernbewegung möglich sein kann. Es handelte sich um isolierte Zellen aus dem Assimilationsgewebe von *Viola lutea.* Er bemerkte 20—60 Minuten nach der Isolierung, daß der Kern zu wandern begann; die Wanderung konnte zunächst sehr intensiv sein und 15 Minuten bis 2 Stunden dauern. Darauf pflegte der Nucleus in die ursprüngliche Lage zurückzukehren, um nach einiger Zeit eine neue Wanderung zu beginnen, die nun selbst mehrere Tage dauern konnte. Unablässig veränderte er dabei seine Gestalt. Eine Plasmaströmung in besonderen „Zirkulationssträngen" setzte gewöhnlich überhaupt erst ein, nachdem der Kern schon auf der Wanderung war, konnte also als Ursache für diese nicht in Betracht kommen. Selbstverständlich wird es im einzelnen immer darum Fälle geben, wo man zweifelhaft sein kann, ob die Kernbewegung aktiv oder passiv ist. Denn selbst das Kriterium der Kernveränderung darf nicht stets herangezogen werden. Man denke z. B. an das, was wir oben (S. 6) darüber ausführten. Auch kann es sich unter Umständen um beginnende Degenerationsstadien handeln, wie wohl in dem von SINNOTT (1913, S. 53) beschriebenen Falle der „überzähligen" Prothalliumkerne im Pollenschlauch von *Podocarpus.*

Fragen wir nun nach der „Natur" der aktiven Kernbewegungen, so dürfen wir schon jetzt Chemo-, Traumato-, Geo-, und Photo-Taxis dafür verantwortlich machen, resp. untersuchen, ob die beschriebenen Bewegungen mit einer dieser Taxieen erklärt werden können.

Von einer Chemotaxis werden wir da zu sprechen geneigt sein, wo der Eintritt irgend eines gelösten Stoffes erwiesenermaßen den gesamten Zellstoffwechsel beeinflußt. Das ist z. B. der Fall bei dem Eintritt von Pilzhyphen oder deren Haustorien[1]). Und ähnlich werden tierische „Gifte" bei Gallenbildungen wirken. Die Chemotaxis wäre hier bewiesen, wenn wir nachweisen könnten, welche Stoffe durch den fremden Organismus in die Zelle gebracht sind und wenn wir dann im Experiment zu zeigen vermöchten, daß diese Stoffe in der Tat den Kern zu Wanderungen veranlassen. Im allgemeinen können die „Reizstoffe" durch Zellmembranen nicht diffundieren, nur die von tierischen Organismen abgeschiedenen (s. ZWEIGELT 1914) machen eine bemerkenswerte Ausnahme. Aber auch die von F. TOBLER (1917, S. 18) beschriebene, auf den Blättern von *Zamioculcas* lebende, parasitische Siphonee *Phyllosiphon asteriforme* verhält sich so, denn bei Gegenwart dieser streng interzellular wuchernden Alge rückten die Wirtszellkerne sofort in die Nähe des Schmarotzers. „Bei den unmittelbar anliegenden Zellen ist das am besten zu sehen, aber auch entferntere zeigen eine Verschiebung der Kerne in der Richtung auf den Schmarotzer hin und oft Anlegen des Kernes an die diesem zunächst liegende Wand." Sonst rufen, wie gesagt, rein interzellulare pflanzliche Schmarotzer noch keine Kernveränderungen hervor, wie ich (TISCHLER 1911) ganz streng für den Rostpilz *Uromyces Pisi* im Vegetationspunkte und in jungen Blättern

[1]) Das wird ausdrücklich angegeben (z. B. NĚMEC 1904c), ebenso können die Haustorien sich gleich nach dem Kern hinwenden (s. oben S. 118). Es findet also wohl gegenseitige Anziehung statt.

von *Euphorbia Cyparissias* zu zeigen vermochte. Das ändert sich sofort mit der Ausbildung von Zellvakuolen und der dadurch veranlaßten Bildung von Haustorien seitens des Pilzes.

Exakte Versuche über die Chemotaxis der Zellkerne hat erst GA. RITTER (1911) angestellt. Er arbeitete vorzugsweise mit der Epidermis der Zwiebelschalen von *Allium Cepa*, aber auch mit zahlreichen anderen Objekten: *Spirogyra*, Blättern von *Funaria*, Wurzeln und Wurzelhaaren von *Avena* und *Lepidium*, Epidermis von *Tradescantia* und *Clivia*, sowie Pollenschläuchen. Durch Hinzufügen verschiedener Salze, Basen, organischer Säuren und Kohlehydrate konnte er die chemotaktische Verlagerung des Kernes beweisen. Unwirksam waren die geprüften anorganischen Säuren und auch zahlreiche organische Stoffe. Die Reaktion war so genau, daß nun die Kernbewegung sogar als Nachweis einer Endosmose von Substanzen in die lebende Zelle resp. einer Exosmose seitens benachbarter Zellen dienen konnte.

Mit einer Chemotaxis muß man wohl auch oft rechnen, wenn zwei oder mehr Kerne in einer Zelle aufeinander zuwandern, um zu fusionieren (Kap. 8). Vorzugsweise sehen wir das wahrscheinlich bei der Vereinigung der ♂ und ♀ Kerne im Sexualakt. Nicht hingegen ist das ohne weiteres bei den Bewegungen der „freien" Kerne erwiesen, die ohne besondere Bewegungsorgane sich im Pollenschlauche gegen die Eizelle hin begeben. Hier ist jedenfalls zunächst mit der Bewegung des Cytoplasmas zu rechnen, in dem die Sexualkerne passiv mitgeführt werden. Denn selbst degenerierende Nuclei, wie bei *Rumex crispus* nach DUDGEON (1918), können sich noch gegen das Schlauchende hin bewegen. Man hätte die Passivität hier wohl nie ernstlich angezweifelt, wenn nicht die eigentümliche Formumgestaltung (vgl. oben S. 17) Vergleiche mit den Spermatozoiden herausgefordert hätte. Vor allem war es S. NAWASCHIN (1909, 1910), der als Vorkämpfer für die Eigenbewegung der Gametenkerne auftrat, doch auch andere Forscher, wie BLACKMAN (1911), FRISENDAHL (1912), BLACKMAN und WELSFORD (1913), WELSFORD (1914) usw. schlossen sich ihm an.

Miß SARGANT (1900, S. 696) hatte zwar schon die aktive Kernbewegung als möglich hingestellt, aber sie meinte, es handele sich um ein ganz sekundäres Phänomen „assumed or laid aside by the generative nuclei according to circumstances".

Mag dem sein, wie ihm wolle, bewiesen ist die Eigenbewegung der ♂ Kerne nach unserer Meinung noch in keinem einzigen Falle. Zu demselben Resultat kommt auch KÜSTER (1915, S. 801).

Ebenso ist es mir auch in anderen Fällen noch nicht klar, ob wir wirklich von chemotaktischer Anziehung der Kerne sprechen dürfen, wo solches beschrieben wurde. So gibt H. WINKLER (1906, S. 234) einmal eine sonderbare Häufung von freien Endospermkernen bei *Wikstroemia* an und er meint, daß die Substanzen, „die aus den zerfallenden Embryozellen herausdiffundieren", dies verursachen. Da wir aber auch zahlreiche andere Beispiele kennen, in denen im Embryosack ähnliche unregelmäßige Kernlagerungen vorkommen und in denen H. WINKLERS Grund wegfällt (z. B. MURBECK 1901 für *Alchimilla*, TISCHLER 1912 für *Ficus* und 1917a für *Lythrum*), ist der geführte Beweis wohl noch nicht stichhaltig. Höchstens könnte die eigentümliche nach dem „haustorial" wirkenden Ende des Embryosacks gerichtete Kernbewegung bei *Yucca*

filamentosa, von der REED (1903) berichtet, mit chemotaktischer Reizung in Beziehung gebracht werden. Ebenso hat man vielleicht schon jetzt eine gewisse Berechtigung, diese Ursache für die Anziehung der Kerne an eine bestimmte Stelle in der Zelle hin anzunehmen, wie bei den „Coenocentren" der Phycomyceten-Oogonien. Die Gestaltsveränderungen der wandernden Kerne (WAGER 1896b, 1900, F. L. STEVENS 1899, 1901b, 1902 usw.) wurden als Indicien dafür auch herangezogen. RUHLAND (1903) glaubt freilich noch an eine rein „dynamische" Wirkung dieses Zellmittelpunkts, und wir könnten hier wie bei der Kernbewegung im Ascogon von *Pyronema* (vgl. oben S. 169 und Fig. 87) auch einfache Dichtigkeits-Änderungen des Cytoplasmas mit verantwortlich machen.

Von der Chemotaxis ist eine etwaige Traumatotaxis nicht gut zu scheiden, ja wir wissen aus der reizphysiologischen Literatur der letzten Zeit, daß sie vielleicht nur als ein Spezialfall der Chemotaxis gedeutet werden muß. HABERLANDT (1921) lehrte uns zudem, daß bei jeder Verwundung sich besondere „Reizstoffe" bilden, die in die benachbarten unverletzten Zellen eindringen und STARK (1921) bewies, daß sie selbst artspezifisch sein und etwa so wie die Serumreaktionen zur Konstatierung der „natürlichen Verwandtschaft" benutzt werden können. GA. RITTER (1911) will freilich für seine Objekte auf einen Unterschied zwischen Chemo- und Traumatotaxis aufmerksam machen. Nur bei ersterer soll der Kern auch amöboide Gestaltsveränderungen zeigen, bei letzterer nicht. Ja RITTER meint, daß die Traumatotaxis „eigentlich" nur so zustande käme, daß der Nucleus durch die bei der Verwundung hervorgerufene Plasmaströmung passiv nach der Seite, von der der Reiz kommt, hingewälzt wird. Wir stimmen ihm darin keinesfalls bei.

Entdeckt wurde die Kernbewegung auf einen traumatischen Reiz hin von TANGL (1885, S. 26). Dieser machte an Zwiebelschalen die Beobachtung, daß nach künstlicher Verwundung nicht nur die Nuclei der an die Wunde angrenzenden Zellen, sondern auch die der 3—5 folgenden Zellschichten von der Mitte der Zelle gegen die der Wundfläche zugekehrten Wände sich hinbewegen. Dabei hatte sich in 12 bis 15 Stunden der Reiz nur in einer Entfernung von 0,5 mm verbreitet. Nach längerer oder kürzerer Zeit erfolgte dann Rückbewegung des Kernes in die alte Lage.

Es folgten die Studien von NESTLER (1898). Dieser bestätigte bei zahlreichen Pflanzen (*Hemerocallis*, *Tradescantia*, *Calla*, *Dichorisandra*, *Fritillaria*, *Ranunculus*, *Phaseolus* usw.) an Blättern, Stengeln und Wurzeln sowie auch bei den Algen *Polysiphonia* und *Sphacelaria*, daß auf den Wundreiz hin tatsächlich eine prompte Kernwanderung einsetzt. „Von dem in Umlagerung befindlichen Zellkerne gehen gewöhnlich einige Plasmafäden aus." Ja es konnten die Kerne benachbarter Zellen „durch je einen Plasmafaden in direkter Verbindung miteinander stehen". Der Beginn der Umlagerung trat gleich nach der Verwundung ein und war nach 6 Stunden (bei *Sphacelaria* schon nach 2) bereits deutlich erkennbar. Nach durchschnittlich 48 Stunden war meist das Maximum der Reizwirkung erzielt und es erfolgten Stillstand und Rückwanderung.

Auch NĚMEC (1901c) verfolgte diese traumatischen Wanderungen der Nuclei in den Wurzeln von *Allium Cepa*, die durch Einschnitte verwundet waren. Er sah, daß bei seinen Zwiebelrassen nach Einschneiden

direkt hinter dem Vegetationspunkt nach 1/4 Stunde die äußerste Zelle, „welche noch eine Verschiebung des Zellkernes gegen die Wundfläche zeigt, von derselben z. B. 1,1 mm, die der Wunde nächstliegende 0,77 mm entfernt“ war. Es befand sich also stets noch eine Zone unmittelbar an der Wunde, in der sich keine traumatotrope Wanderung beobachten ließ. In den langen Zellen des Pleroms waren die Zahlen z. B. 1,06 resp. 0,62 mm, zeigten somit gegenüber den Außenpartien eine kleine Verschiebung; doch dürfen wir das wohl nur so verstehen, daß in der unmittelbar benachbarten Zone die Kernwanderung sehr bald nach ihrem Auftreten schon wieder rückgängig gemacht war. Ja in besonders günstigen Verhältnissen, als er z. B. die Wurzel bei einer dem Optimum naheliegenden Temperatur wachsen ließ, trat in der jüngsten, 0,5 bis 0,7 mm langen Zone der Wurzelspitze überhaupt keine traumatische Reaktion mehr ein.“ Also mußten zuvor schon „autoregulatorische Prozesse erschienen sein und die Zellen in normale Zustände versetzt“ haben. Es ist selbstverständlich, daß je nach Einwirkung der Außenfaktoren die Länge und Intensität des traumatischen Reizes sich für die Kerne verschieden bemerkbar macht. Bei NĚMEC finden wir einige Ausführungen über Beeinflussung von wechselnder Temperatur, Licht und Medium. Ebenso konnte der innere Zustand der Zelle von Bedeutung sein, denn es reagieren die Kerne der Zellen, die sich eben geteilt haben oder die eine Teilung beginnen wollten und sich in deren „Prophasen“ befanden, nicht traumatotrop.

Fig. 89. *Tradescantia fluminensis.* Stück der Epidermis, mit einer feinen Glasnadel verwundet. In der Nachbarschaft des aus einigen abgestorbenen Zellen bestehenden Wundkomplexes haben sich die Kerne nach 24 Stunden den nach der Wunde hingerichteten Zellwänden dicht angelegt. Vergr. 63. (Nach MIEHE.)

So waren naturgemäß auch Unterschiede je nach der Zone zu beobachten, in der die Verwundung angebracht war. Je weiter vom Vegetationspunkt entfernt, desto kleiner war die Strecke, in der die Wanderungen der Nuclei zu konstatieren waren. Vergleichen wir NĚMECs Studien mit denen von NESTLER, so wäre noch zu sagen, daß bei des ersteren Objekten die Wirkung des Wundreizes weit schneller erfolgte als bei denen des letzteren. In einer Viertelstunde konnte sich der Reiz bereits auf 1,1 mm fortgepflanzt und die Kernreaktion hervorgerufen haben. Nach 2 Stunden war nur noch eine kleine weitere Verschiebung zu bemerken. Wir sehen also, daß je nach der Spezies und dem Organ die Reizempfindlichkeit wie die Reizleitung zwischen ungemein verschiedenen Werten schwanken kann.

Auch SCHÜRHOFF (1906) an verschiedenen Objekten, v. PROWAZEK (1907, S. 738) an *Ulva Lactuca*, TISCHLER (1909 S. 173) an Luftwurzeln von *Rhenanthera*, und andere vermochten die traumatotrope Wanderung des Kernes deutlich zu bestätigen[1]). Für normale, d. h. physiologische

[1]) Über die Frage der evtl. Kernvergrößerung während der Wanderung s. oben S. 136.

Wunden vergleiche man ferner die Beobachtungen NAMIKAWAS (1919, S. 767), wonach in den Antherenzellen von *Schizanthus pusillus*, die den sich auflösenden Zellen der Öffnungsnaht anliegen, die Kernwanderungen schön zu sehen sind.

Eine ganz besondere Beachtung verdient die Publikation von MIEHE (1901, s. auch 1919 S. 144), die ja zeitlich bereits vor den letztgenannten erschien. Er arbeitete mit Blättern von *Allium* und *Hyacinthus* sowie mit Stengeln von *Tradescantia* und *Tinantia*. Die Wundreaktion war in der Epidermis (Fig. 89) weniger ausgeprägt als in dem darunter befindlichen Parenchym, am schwächsten in den Leitbündel-Elementen. An der der Wunde zugekehrten Seite erwies sich der Kern öfter leicht amöboid oder in zahlreiche feine Fortsätze ausgezogen. Am auffallendsten war es aber, daß die Kerne selbst durch kleine bei der Verwundung hervorgerufene Poren in der Membran von Zelle zu Zelle „wandern" konnten. MIEHE erreichte das sehr schön, als er jungen Blättern von *Allium nutans* die Epidermis in Streifen abzog. Auf diese Weise kamen bis zu 5- kernige Zellen zustande; die entsprechende Zahl kernloser lag dann jedesmal in deren Nachbarschaft[1]). Die Richtung der Kernübertritte war nicht streng bestimmt, erwies sich jedoch im allgemeinen der des Abziehens gerade entgegengesetzt. War der Nucleus vollständig in die neue Zelle getreten, so hatte er meist sein normales Aussehen, dagegen zeigten die Stadien während des Durchtritts durch die Zellwand ähnliche Veränderungen in Form und Chromaticität, wie wir das auch von anderen Kernen vernahmen, die „enge Passagen" zu durchschreiten haben (vgl. oben S. 8, 48).

Daß diese auf die Verwundung erfolgende sonderbare „Kernreaktion" auch bei anderen Objekten vorkommt, ließen MIEHE seine ausgedehnten Untersuchungen an sonstigen *Allium*-Arten, ferner an *Iris* und *Asparagus* erkennen. Schon vor MIEHE hatte übrigens HOTTES (mitgeteilt von STRASBURGER 1901a S. 552) an Wurzeln von *Vicia Faba* das gleiche gesehen, als er sie in abnorme Temperaturen versetzte, und der gleiche Forscher (HOTTES 1901, S. 39) fand es auch bei Gewebezerreißungen, die infolge abnorm gesteigerten „gleitenden Zellwachstums" eingetreten waren. Die Wurzeln von *Vicia Faba* waren hier nämlich gezwungen worden, in besondere Höhlungen und Rinnen hineinzuwachsen, da das normale Wachsen durch Gipseinschluß unmöglich gemacht wurde. MIEHE gebührt aber die Priorität der ersten Publikation. Denn ARNOLDI (1900a S. 49), welcher angeblich das gleiche an den „jacket cells" der Coniferen-Archegonien gesehen hatte (s. bereits, aber noch nicht so accentuiert vorgetragen bei HIRASE 1895 für *Gingko*), hat sich hier gröblich geirrt. Der russische Forscher glaubte sich zu seinen Schlüssen um so mehr berechtigt, weil schon IKENO (1898b) an den gleichen Zellen bei *Cycas* am Kerne eine eigenartige „schnabelförmige" Ausdehnung gesehen hatte, die einen Gedanken an einen eventuellen Kerndurchtritt durch die Membran aufkommen ließ. Später haben übrigens noch andere Botaniker, wie Frl. KNISCHEWSKY (1906) für *Thuja* oder BERRIDGE und SANDAY (1907) für *Ephedra* an den Übertritt ganzer Kerne in die Eizelle geglaubt. Aber J. SMITH (1904) sowie STOPES und FUJII (1906, hier

[1]) Ich kann es nicht verstehen, wie ein Forscher vom Range STOMPS' noch neuerdings (1919 S. 77) die Existenz dieser Kerndurchtritte leugnen will.

auch die ganze Literatur) wiesen mit Bestimmtheit nach, daß ganze Nuclei nicht übertreten. Nur kann „chromatische Substanz" sehr ausgesprochen nach der Seite hin befördert werden (vgl. z. B. CHAMBERLAIN 1906s, Fig. 90), in der die Membranöffnungen sich befinden, so daß man mit dem Austritt gelöster Stoffe, die zur Ernährung der Eizelle Verwendung finden, rechnen muß.

Aber MIEHES und HOTTES' Funde wurden von anderen Forschern bald für zahlreiche Objekte bestätigt. Namentlich fiel es in fixierten Präparaten von Pollen-Mutterzellen auf, daß hier die Kerne oder Teile von ihnen von Zelle zu Zelle gegangen waren. KÖRNICKE (1901a) für *Crocus*, GREGORY (1905) für *Lathyrus*. ROSENBERG (1907a, 1909a u. d) für *Hieracium*, *Crepis* und *Drosera*, NAKAO (1911) für *Secale*, Miß DIGBY (1909, 1912, 1914) für *Galtonia*, *Primula* und *Crepis*, GATES (1911b) sowie GATES und N. THOMAS (1914) für *Oenothera*, Miss FRASER (1914) und SAKAMURA (1916, 1920) für *Vicia*, WEST und LECHMERE (1915) für *Lilium*, C. H. FARR (1918) für *Magnolia*, TISCHLER (1921) für *Phragmites* fanden das gleiche. Freilich meinten einige von ihnen, daß es sich um normale Lebensäußerungen handeln könne, ja Miss DIGBY, GATES sowie WEST und LECHMERE wollten die Phänomene gar für die Erblichkeitslehre verwerten. (GATES' „Cytomixis"; s. auch 1915a S. 173). Indessen sind wir wohl ganz sicher, daß es sich hier um keine traumatotaktischen Reizungen, sondern um blitzartige Reaktionen handelt, die den Kern rein passiv weiterbefördern. Ob, wie C. H. FARR vermutet (1918, S. 385), dabei eine „disturbance in the electric equilibrium" der Zelle das primäre Moment ist, wissen wir freilich noch nicht. Jedenfalls werden Turgordifferenzen die Hauptrolle spielen.

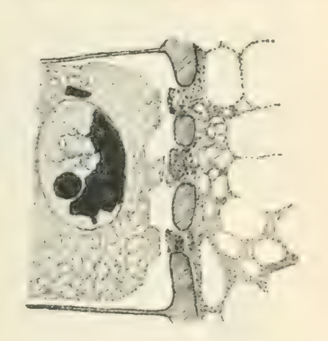


Fig. 90. *Dioon edule.* „Jacket-cell" des Archegons. Die chromatische Substanz ist sehr einseitig gelagert. (Nach CHAMBERLAIN.)

Außerdem wären noch die Studien von SCHRAMMEN (1902) zu nennen, welche an die von HOTTES anknüpfen. Als dieser die Sproßpunkte von *Vicia Faba* abnormen Temperaturen aussetzte, fand er ähnliche „Kerndurchpressungen" wie der amerikanische Forscher bei den Wurzeln. Oft wurden die Nuclei dabei in lange Spitzen ausgezogen. Sodann brachte NĚMEC (1904b) Beispiele dafür (vgl. oben S. 9 und Fig. 7), daß nach mechanischer Lädierung im Mesocotyl von *Zea*-Keimlingen sehr leicht und ziemlich reichlich Kerndurchtritte zu beobachten waren. Ein einfacher Druck mit einer Nadel genügte (s. auch NĚMEC 1910a S. 233). Sonst sei noch an die von SCHÜRHOFF (1906) für *Iris germanica* gegebenen Bilder erinnert (Fig. 91); wir sehen hier, daß der durchgetretene Kern sich über eine ganze Zelle erstrecken und selbst in eine dritte gepreßt werden kann. Und SCHWEIDLER (1910) beschrieb den Übertritt der Kerne aus den „Myrosinzellen" von *Moricandia arvensis* in die darüber gelegene Epidermis, ANDREWS (1915) das gleiche in Haarzellen von *Tradescantia* nach Zentrifugieren. Jedoch auch bei „natürlichen" Wunden, d. h. nicht vom Menschen angebrachten, ließen sich diese „Kernwanderungen" feststellen. NĚMEC (1911a) fand es bei „unvollständiger Wandbildung" an den durch *Heterodera Schachtii* verursachten Riesen-

zellen im Plerom der *Beta*-Wurzeln, BALLY (1911 S. 141) bei *Rumex* nach *Urophlyctis*-Infektion.

Nun ist schon mehrfach die Frage aufgeworfen worden, inwieweit solche Kernübertritte auch für die „normale" Ontogenese zu Recht bestehen könnten und sich etwa für ein Verständnis des Eindringens der ♂ Kerne in die Eizelle verwerten lassen (s. z. B. KÜSTER 1915, S. 802). Dafür, daß derartige Betrachtungen nicht aussichtslos erscheinen, dürften vor allem die sonderbaren Verhältnisse heranzuziehen sein, die FARMER, MOORE und DIGBY (1903) sowie FARMER und DIGBY (1907) bei apogamen Farnprothallien aufdeckten. Hier lassen sich Übertritte eines anscheinend beliebigen vegetativen Kerns in die Nachbarzelle auffinden, und damit wird die Möglichkeit einer Fusion zu

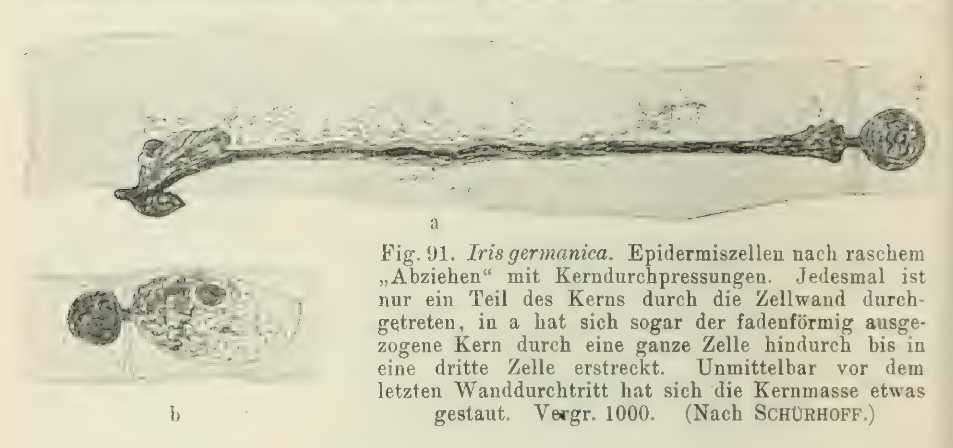


Fig. 91. *Iris germanica.* Epidermiszellen nach raschem „Abziehen" mit Kerndurchpressungen. Jedesmal ist nur ein Teil des Kerns durch die Zellwand durchgetreten, in a hat sich sogar der fadenförmig ausgezogene Kern durch eine ganze Zelle hindurch bis in eine dritte Zelle erstreckt. Unmittelbar vor dem letzten Wanddurchtritt hat sich die Kernmasse etwas gestaut. Vergr. 1000. (Nach SCHÜRHOFF.)

einem „diploiden" Nucleus geschaffen. Es wird mir schwer, dabei an eine rein passive Wanderung der Kerne zu denken. Diese Erscheinungen werden wir ebenso wie die merkwürdigen Kernübertritte, welche BLACKMAN (1904), BLACKMAN und FRASER (1906) sowie WELSFORD (1915) für *Phragmidium violaceum* und andere Uredineen[1]) beschreiben, in einem späteren Kapitel (Kap. 8) zu behandeln haben. Auch die Kernwanderung bei Ustilagineen (RAWITSCHER 1914, PARAVICINI 1917) und Hymenomyceten (KNIEP 1913, 1915, 1916, 1917, BENSAUDE 1917, 1918) auf dem Wege der „Schnallenbildung" gehören erst in den Abschnitt, in dem wir die sexuellen Fusionen eingehend zu erörtern haben. Von Ascomyceten ist das Einwandern vegetativer Nuclei in die Ascogone für *Ascobolus furfuraceus* (WELSFORD 1907) beschrieben worden, und gelegentlich soll nach Miß FRASER (1908) das nämliche für *Humaria rutilans* vorkommen. Die Verfasserin argwöhnt auch, daß ähnliches sich abspielen wird, wo gar keine Sexualorgane vor der Ascusbildung beschrieben sind, wie bei *Cordyceps* und *Claviceps*. Nähere Untersuchungen darüber fehlen indes auch heute noch[2]).

[1]) Es sei indes darauf hingewiesen, daß CHRISTMAN (1907 b) auch sonst bei Uredineen (*Puccinia Podophylli*) Kernübertritte sah, wo an keinen „Ersatz" für die Befruchtung zu denken war und allein wieder die Vorgänge bei der „Fixierung" der Objekte schuld zu sein schienen.

[2]) Über das Verhalten der „vegetativen" Kerne in den Spitzenzellen der askogenen Hyphen siehe weiteres in Kap. 8.

Die gesamte Frage der Kerndurchtritte war nur noch ziemlich lose mit der Traumatotaxis verknüpft. Wir haben sie aber dabei abgehandelt, da diese vorzugsweise, jedenfalls zuerst, im Anschluß an Verwundungen beobachtet wurden. Und wir können jetzt zu einer weiteren taktischen Bewegung der Kerne übergehen, nämlich zur Geotaxis. Sie ist zuerst für die Kerne der Stärkescheide von *Phaseolus* als vorhanden angenommen worden (H. HEINE 1885, S. 190). Denn während die Nuclei z. B. bei *Zea* im gleichen Organ gar keine bestimmte Orientierung zeigten, befanden sie sich bei erstgenannter Pflanze in normaler Stellung „fast ausnahmslos an der physikalischen Oberseite

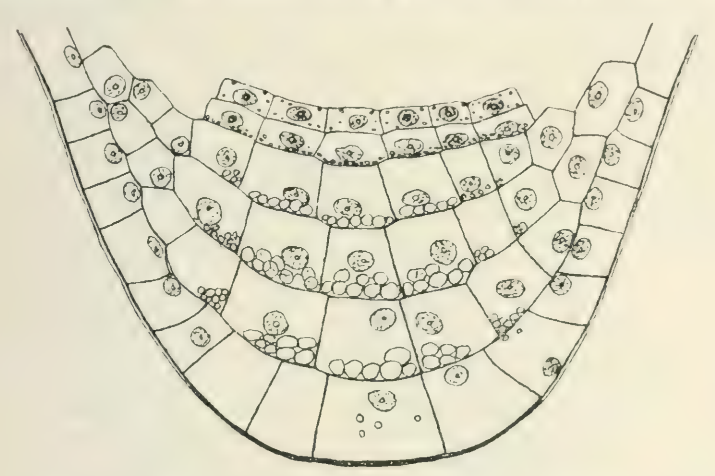


Fig. 92. *Nasturtium amphibium.* Medianer Längsschnitt durch die Haube einer Adventivwurzel. Die Stärkekörner im physikalisch unteren Teil der Zelle, die Kerne „negativ geotaktisch“ darüber gelagert. (Nach NĚMEC.)

der Zellen, meist in der nach innen gekehrten Ecke“. Somit schienen sie „negativ geotaktisch“ zu sein. NĚMEC (1901 a, S. 107 ff.) bestätigte das Tatsächliche für die Wurzelhauben zahlreicher Gewächse, aber er wollte ursprünglich nur an eine rein passive Bewegung der Kerne glauben. Wurden nämlich durch Lageveränderung die Organe aus ihrer Ruhelage verschoben, so verhielten sich die Kerne bei einem Teile der untersuchten Pflanzen ganz wie spezifisch schwerere Körperchen, d. h. sie gingen zusammen mit den Stärkekörnchen jedesmal in den physikalisch unteren Teil der Zelle. In einer andern Gruppe von Pflanzen schienen sie „negativ geotaktisch“ wie bei HEINE zu wandern, waren aber, wie NĚMEC meinte, nur spezifisch leichter als die sonstigen Zellbestandteile. Zur ersteren Klasse gehörten indes von den untersuchten Organen allein die Wurzeln von *Equisetum arvense*, zuweilen auch die von *Aspidium decussatum* und (meistens) von *Vicia Faba*, ebenso übrigens die Coleoptilenspitzen von *Panicum*, zur zweiten Klasse hingegen die Wurzeln von *Ceratopteris thalictroides*, *Ceratozamia robusta*, *Casuarina equisetifolia*, *Alnus glutinosa*, *Salix viminalis*, (meist) *Brosimum microcarpum*, (meist) *Nasturtium amphibium* (s. Fig. 92), *Phaseolus coccineus*, *Pisum sativum*, *Cucurbita Pepo*, *Solanum tuberosum*, *Helianthus annuus*,

Panicum miliaceum, Hyacinthus orientalis, Allium Cepa, Canna indica, also Pflanzen aus den allerverschiedensten Verwandtschaftskreisen. Nur bei *Lotus corniculatus* (S. 113) war die Lage im oberen Teil der axilen Haubenzellen „negativ“, im unteren Teil ebenso konstant „positiv geotaktisch“. NĚMEC wollte daraus auf eine Veränderung des spezifischen Gewichts beim Älterwerden der Kerne schließen, und die scheinbar „negative Geotaxis“ würde somit nur ein Aufsteigen von Körperchen bedeuten, die leichter als das Cytoplasma wären. Ja der tschechische Forscher sah darin eine besonders zweckmäßige Einrichtung (S. 175), da die Kerne auf diese Weise niemals die Stärkekörner daran verhindern, „den Druck auf die Plasmahäute ungestört auszuüben“.

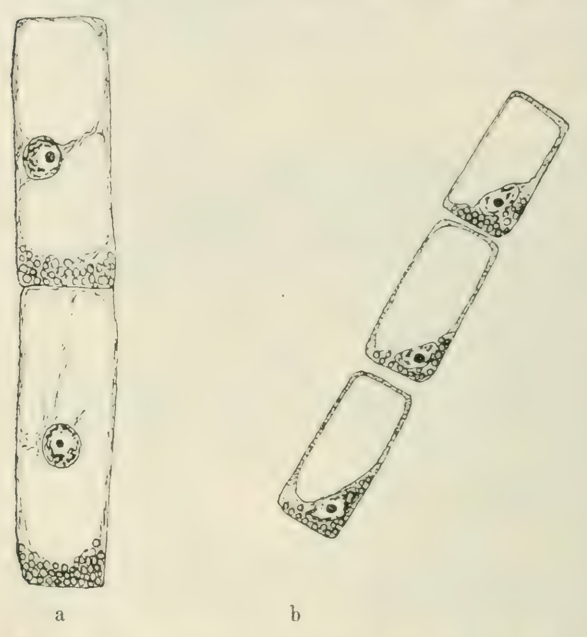


Fig. 93. *Hydromystria stolonifera.* Zellen aus dem Plerom der Wurzelspitze, a = 3 mm, b = 1,9 mm vom Vegetationspunkt entfernt; b aus schief gewachsener Wurzel. (Nach NĚMEC.)

Wo in der Columella sich keine derartigen „Statocyten“ befinden, wie bei *Hydromystria stolonifera*, zeigte sich eine ganz ähnliche Lagerung der Stärkekörner und Kerne in anderen Wurzelzellen, z. B. in denen des Pleroms (Fig. 93).

Auch HABERLANDT (1914b, S. 390) beschreibt eine charakteristische „Wanderung“ der Kerne in den Rhizoidinitialen der Brutbecher von *Lunularia* und *Marchantia*. Hier liegen die Nuclei anfangs zentral, sinken dann aber ebenso wie die Amylumkörner in den physikalisch unteren Teil der Zelle. Wäre dies eine Reizbewegung, so müßte sie bei Narkose sistiert werden. Das geschah indes keineswegs, denn wenn die Pflanzen auf Chloroformwasser schwammen, fielen die Kerne genau so nach unten wie vorher.

Ist nun damit aber die Geotaxis der Kerne wirklich gefallen? Zentrifugierversuche (s. S. 4) haben uns ja gezeigt, daß die Kerne meist spezifisch schwerer als das Cytoplasma sind, und so mögen die Fälle von „positiver Geotaxis“ wie in HABERLANDTS Beispiel in der Tat rein physikalisch zu deuten sein. Aber niemals könnten wir so die „negative“ Geotaxis erklären. GEORGEVITSCH (1907) sah beim Studium der Wurzelspitzen von *Lupinus albus* den Kern wieder im physikalisch oberen Teil der Zelle liegen und dann bei Organveränderung seine Lage wechseln. Dieser folgte jedoch nicht immer dem Zuge der Schwerkraft. Nur dann zeigte er sich nämlich „physikalisch leichter“.

wenn die Organachse normal vertikal, horizontal oder eine Zwischenlage war. Wurde die Wurzel dagegen gerade umgekehrt, verhielt sich der Kern „physikalisch schwerer“, er fiel also nun in den unteren Teil der Zelle. Und Němec (1910a, S. 139) hat denn auch, als er selbst sich an Euphorbiaceen-Wurzeln von ähnlichem Verhalten des Kerns überzeugt hatte, seine ursprüngliche Ansicht fallen gelassen und sich jetzt für die Existenz einer Geotaxis der Nuclei ausgesprochen. „Allerdings liegt der Sachverhalt nicht so einfach. In der Wurzelhaube bewegen sie sich basipetal sehr leicht, ebenso in transversaler Richtung. Dagegen steigen sie in invers gestellten Wurzeln basifugal viel langsamer und erreichen fast nie die jetzt physikalisch obere Zellwand.“ Es ist Němec wahrscheinlich, daß noch andere Faktoren, wie z. B. die gegenseitigen Beziehungen der Zellen bei der Kernlagerung, hier mitwirken.

Bei schwächeren Zentrifugierversuchen beobachtete der gleiche Forscher (Němec 1910a, S. 141), daß vielfach die Kerne nicht ohne weiteres sich nur wie spezifisch schwerere Körperchen verhielten, sondern „autoregulativ“ dagegen ankämpften. So war eine „negativ geotaktische“ Wanderung des Kerns zu erschließen, wenn in einigen Zellen der Kern entgegen der Regel sich nicht in den physikalisch unteren Teil der Zelle begeben hatte.

Die besten Beweise für geotaktische Wanderungen der Nuclei hatte aber bereits eine ganze Reihe von Jahren zuvor Miehe (1901) erbracht. Strasburger (1866) hatte nämlich vor längerer Zeit beschrieben, daß bei der Bildung der Spaltöffnungs-Mutterzellen einiger Monocotylen der Kern zu einer Querwand der langgestreckten Zelle hinrückte und die beiden aus der nächsten Kernteilung resultierenden Tochterzellen so sehr ungleich groß wurden. Durch einfaches Umkehren der Pflanzen konnte nun die Kernwanderung noch nicht gleichfalls umgekehrt werden (Miehe 1899). Wohl aber glückte das, als Miehe (1901) die Exemplare so zentrifugierte, daß die Zentrifugalkraft umgekehrt so wirken mußte wie sonst die Schwerkraft. Jetzt war wirklich die „Polarität“ umgekehrt, wenigstens wurde die kleinere Zelle jetzt an der entgegengesetzten Seite der Mutterzelle abgesondert, als das normal der Fall gewesen wäre. Daß aber die Kerne negativ geotaktisch empfindlich sind, zeigt sich des weiteren stets bei den zentrifugierten Organen aus ihrem Bestreben, schließlich nach Aufhören des Versuchs in die „alte Lage“ zurückzuwandern. Němec (1910a, S. 412 ff.) verfolgte im einzelnen, wie verschieden sich dabei die Nuclei der einzelnen Wurzelgewebe bewegen. Es ergab sich, „daß meristematische und zur Teilung sich bereitende Kerne . . . schwieriger aus ihrer normalen Lage zu bringen sind, dafür jedoch wieder früher in dieselbe zurückkehren. Dagegen lassen sich Kerne in Zellen, welche den meristematischen Zustand verlassen haben, leicht aus ihrer zentralen Lage bringen, sie verbleiben auch auffallend lange in der Zwangslage“. Und Němec ist zu der Überzeugung gekommen, daß neben der Reizbarkeit des Kerns vor allem das Plasmoderma der Zelle für die definitive Kernlage verantwortlich ist. Wir werden weiter unten (Kap. 4e) nochmals darauf zurückkommen und könnten weiterhin noch auf Vorstellungen verweisen, die Noll (1903) sich über das „Sinnesorgan“ des Plasmoderma machte (vgl. auch oben S. 107).

Über Phototaxis des Zellkerns endlich liegen nur ganz kurze Hinweise vor. Schon FRANK (1872, S. 227 ff., 244 ff.) hatte gesehen, daß in den Blattzellen von *Sagittaria* und *Vallisneria* der Kern bei optimaler Lichtintensität an einer belichteten Stelle liegt, bei zu hoher dagegen an einer beschatteten. SENN (1908, S. 290) bestätigte das für *Funaria*-Zellen, zeigte aber gleichzeitig, daß die Kernbewegungen hier nichts mit denen der Chloroplasten zu tun haben, die bekanntlich doch auch durch das Licht induciert werden. Nur wenn gleichzeitig ein Fall von „Systrophe“ (s. oben S. 140) vorlag, wurden die Bewegungen konform gesehen. Ja dann war es nicht ausgeschlossen, daß der Nucleus an seiner aktiven Bewegung gehindert und ihm von den Plastiden die Lage aufgedrängt wurde. So können (SENN 1908, S. 152) in Speicherzellen die sich mit Stärke anfüllenden Leukoplasten, die allmählich in den physikalisch unteren Teil der Zelle rücken, den Nucleus veranlassen, sich gleichfalls hierhin zu begeben. „Es ist also das Gesamtgewicht der Stärke aller sich am Kern festhaltenden Leukoplasten, welches ihn hinabzieht.“ In den Fällen, in denen eine wirkliche feste Verbindung des Kerns mit den Chloroplasten vorliegt (vgl. oben S. 151), würde natürlich der Kern ohne weiteres sich mitbewegen müssen, wenn die Chloroplasten ihre phototaktischen Bewegungen ausführen. KOZŁOWSKI (1908) gibt aber selbst hier für *Spirogyra* die Möglichkeit einer Eigenbewegung des Nucleus an. Denn bei zu starker Belichtung der Zellfäden soll er sich so einstellen können, daß er sich unter den „schattengebenden“ Chloroplasten verbirgt und dabei die Verbindungsfäden zwischen beiden sich lösen. Wie in dem SENNschen Falle wären also auch hier die Bewegungen von Kern und Plastiden nicht gleichsinnig.

Ein wirkliches kausales Verständnis all dieser „Taxieen“ haben wir noch nicht. Es scheint mir aber, als wenn die Gedankengänge, die Frl. STOPPEL (1920) entwickelt, uns diesem Ziel näherführen werden. Darnach könnten sie letzthin vielleicht auf „Kataphorese“-Vorgänge zurückgeführt werden, also auf Wanderungen infolge stärkerer oder schwächerer elektrischer Ströme in der Pflanzenzelle. Für diese aber haben wir in dem Vorhandensein von semipermeablen Membranen und der bei allen Diffusionsvorgängen damit verknüpften Ionisierung sowie den wechselnden elektrischen Ladungen der Einzelteilchen denkbar günstige Anhaltspunkte. Freilich ist es sicherlich noch zu früh, genauere Formulierungen zu versuchen.

d) Die Beziehungen des Ruhekerns zur Zellteilung

Inhalt: Historische Notizen. Der „*Cladophora*“-Typus mit scheinbar völliger Unabhängigkeit der Wandbildung vom Kern. Der „*Spirogyra*“-Typus mit deutlichen Relationen zwischen Kern und Wandbildung. Der „*Oedogonium*“-Typus und sonstige Modifikationen der Zellteilung bei den Thallophyten. Zellteilungs-Typen bei den höheren Pflanzen und die aktive Beteiligung des Cytoplasmas hierbei. Allgemeines über Teilungen dicentrischer Zellen. Die „Sprossungen“ bei Hefepilzen; Basidien- und Conidienbildung. Die Zerklüftung („cleavage“) von vielkernigen Zellen in Fortpflanzungsorganen der Thallophyten. Desgleichen in vegetativen Organen. Teilungen im Embryosack und in Embryonen der Blütenpflanzen („Vielzellbildung“). Simultanteilung bei Sporenmutterzellen. „Freie Zellbildung“, d. h. Ausbildung der neuen Zellwand innerhalb des Cytoplasmas der Mutterzelle bei Fortpflanzungsorganen der Ascomyceten und Phycomyceten, in vegetativen Zellen der Thallophyten sowie bei den höheren Pflanzen.

Das Wachstum der „lebendigen Substanz“ bringt es mit sich, daß in den meisten Fällen nach einiger Zeit eine Teilung der vorhandenen Zelleinheiten stattfindet. Bei allen höheren Pflanzen von den Characeen und Bryophyten an bis zu den Angiospermen zeigt sich dabei fast durchweg ein enger Zusammenhang zwischen der Bildung der neuen Zellwand und dem sich teilenden Zellkern. Wir werden darauf eingehen, nachdem wir die Kernteilung kennen gelernt haben (Kap. 5g). Bei den niederen Pflanzen existiert zwar eine derartige Beziehung nicht, aber vielfach ist doch so offensichtlich eine Relation zwischen Wandbildung und Ruhekern vorhanden, daß wir kurz die ganze Frage der Zellteilung dabei aufrollen müssen. Sagt doch auch Küster (1908, S. 487) bei seiner Zusammenfassung: „Ob die Querwandbildung jemals von den Kernen und ihren Wirkungen aufs Cytoplasma unabhängig werden kann, ist zweifelhaft und zumal auf Grund der Tatsachen nicht gerade als wahrscheinlich zu bezeichnen.“

Abgesehen von einer Angabe bei Dumortier (zitiert bei Heidenhain 1907, S. 7) für „*Conferva aurea*“ 1832 waren es v. Mohl 1835 (siehe 1845b) und sein Schüler Winter (1835), die für *Cladophora glomerata* zuerst die Querwandbildung und damit die Zellteilung schilderten. Sie sahen bereits, daß die neue Scheidewand von der Peripherie gegen das Zellinnere hin allmählich vorwächst. Das ist in der Tat der springende Punkt und es unterscheidet die Zellteilung dieser Gewächse von der bei den höheren Pflanzen, bei denen umgekehrt die Wand vom Zentrum der Zelle nach außen hin wächst (siehe auch die historischen Résumés bei Strasburger 1880a, S. 207ff. und Berthold 1886, S. 186).

Namentlich Strasburger (1875, 1880a, 1882a, 1892b, 1893b usw.) verdanken wir die Erkenntnis, daß bereits bei den Algen verschiedene Modi der Wandbildung vorhanden sind. Bei *Cladophora* sieht er — und ebenso Berthold 1886 —, daß eine Beteiligung der Kerne dabei (1893b, S. 110) „von vornherein ausgeschlossen ist, da diese sich beliebig zu anderen Zeiten teilen“. Bei *Spirogyra* pflegt eine Kernteilung der Zellteilung unmittelbar vorherzugehen, aber die neue Wand bildet sich nicht zuerst innerhalb des Raumes, in dem die „Kernspindel“ lag, sondern sie wächst wie bei *Cladophora* „diaphragmenartig nach innen“. Bei *Sphacelaria* und *Oedogonium* finden wir dann schon stärkere Anlehnungen an das Verhalten bei den höheren Pflanzen, da es sich hier um die Umbildung einer zuvor quer durch die Zelle aufgetretenen Plasmaschicht handelt. Freilich hat diese Schicht wieder nichts mit einer eventuellen Kernspindel zu tun.

Für *Cladophora* können wir auch heute nicht beweisen, wie die junge Zellwand in bestimmter Beziehung zu den Nuclei steht (s. auch Oltmanns 1904, S. 262). Denn irgendwelche besonderen Kernlagerungen kennen wir von hier nicht. Und man könnte höchstens ganz allgemein sagen, daß der Wandbildung eine Kernvermehrung vorausgehen muß oder daß die Zahl der Kerne so groß ist, daß besondere Nuclearwanderungen unnötig werden. Ob die Wanderung der feinen „Microsomen“ nach dem Orte der zukünftigen Scheidewand, von der schon Strasburger (1882a, S. 173) spricht, wirklich vom Kern beeinflußt wird, entzieht sich gleichfalls unserer Kenntnis. Aber gleich für die nahe verwandte Gattung *Acrosiphonia*, z. B. für *A. hamulosa*, hat Wille (1900, S. 238) gefunden, daß die Mehrzahl der Kerne einer Zelle sich vor der Wandbildung nach

der Mitte der Zelle hin begibt und kurze Zeit darauf hier die Membran angelegt wird. Da ist denn auch im ersteren Falle eine gänzliche Nichtbeteiligung der Nuclei zum mindesten sehr unwahrscheinlich.

Den genauen Vorgang der Wandbildung bei *Cladophora* schildert uns neuerdings BRAND (1908) (s. Fig. 94). Es handelt sich darnach nicht, wie noch STRASBURGER (1880a, S. 208) annahm, um eine Ansammlung von „Zellsaft", der von außen vordringend den Protoplasten an der Peripherie zurückdrängt und „einschnürt", sondern um eine Substanz, die von außerhalb des Protoplasten, also von der alten Wand, herrührt. Wahrscheinlich sind es schleimige Stoffe, die durch Verquellung bestimmter Membranpartien entstehen. Bald darauf markiert sich im optischen Durchschnitt ein „größerer rundlich-ovaler Körper", d. h. die Ringleiste, die sich später zur Querwand herausbildet. Sie liegt anfangs der alten Membran nur lose an, verschmilzt dann aber bald mit deren Innenseite und senkt sich zugleich mehr oder weniger tief in diese Schicht ein. Die junge Wand ist deutlich in Schichten zerfallen, indem ein mittlerer Teil (mit schwacher Rutheniumrotlösung) sich deutlich hervorhebt. Nachdem die Zellöffnung durch Weiterwachsen der Ringleiste nach der gegenüberliegenden Wand in der Mitte geschlossen ist, sind noch weitere physikalisch-chemische Umformungen der jungen Membran zu beobachten, bis die Wand fertig ist. Darüber aber haben wir in unserm Buch nicht weiter zu berichten.

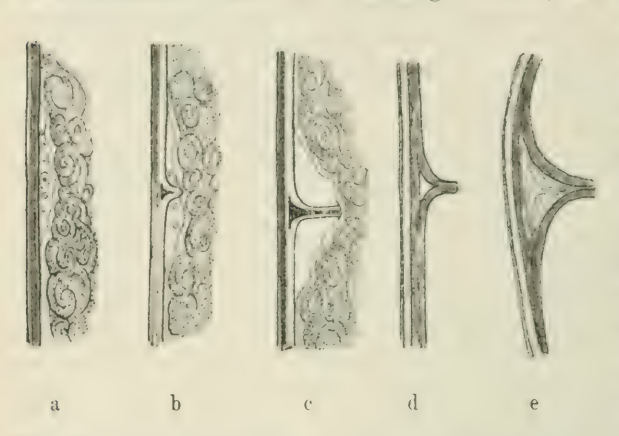


Fig. 94. *Cladophora glomerata.* Verschiedene Stadien der Querwandbildung. Man sieht in a—e das allmähliche Sichvorschieben der jungen Membran sowie die allmähliche Differenzierung innerhalb der Wand. a—c Vergr. 1000. d—e = 750. (Nach BRAND.)

Durch äußere Einwirkungen, z. B. durch Zentrifugieren, kann, worauf schon MOTTIER (1899) hinwies, der Ort, an dem sich die Wand anlegt, verschoben werden. So fand sie sich bei zentrifugierter *Cladophora* nach der Seite hin verlagert, die in der Richtung der Zentrifugalwirkung gelegen und dadurch die substanzreichere geworden war.

Der *Cladophora*-Typus findet sich jedenfalls auch sonst meist in vielkernigen Algengruppen vor. Von neueren Autoren haben ihn SVEDELIUS (1908), J. F. LEWIS (1909), KYLIN (1916a) usw. beschrieben. Und es ist natürlich durchaus unzulässig, der Theorie zuliebe, daß der Kern stets von deutlichem Einfluß auf die Wandbildung sein müsse, alle diese Zellwände nicht für „typisch" zu erklären, wie das vor Jahren KÖLLIKER (1885) wollte.

HEINRICHER (1883) bemerkte, daß bei *Sphaeroplea* die Wandbildung zwar wie bei *Cladophora* beginnt, aber nicht immer bis zum Zusammen-

stoßen in der Mitte durchgeführt wird. „Auch kann die Wandbildung von mehreren Punkten der Fadenperipherie ausgehen, die nicht sämtlich in einer und derselben, zur Fadenachse senkrechten Ebene liegen. Trotzdem kommt es in der Regel doch zu einem Verschluß, indem die einzelnen Wandteile in der Mitte der Zelle verwachsen resp. verklebt werden; allerdings geschieht hierbei dem ästhetischen Eindruck etwas Abbruch."

Sonderbar sind die Angaben von J. F. LEWIS (1909) für *Griffithsia Bornetiana*. Hier soll, zum mindesten beim Wachstum der Langtriebe, sich die junge Zellwand völlig frei in einer Plasmaansammlung quer

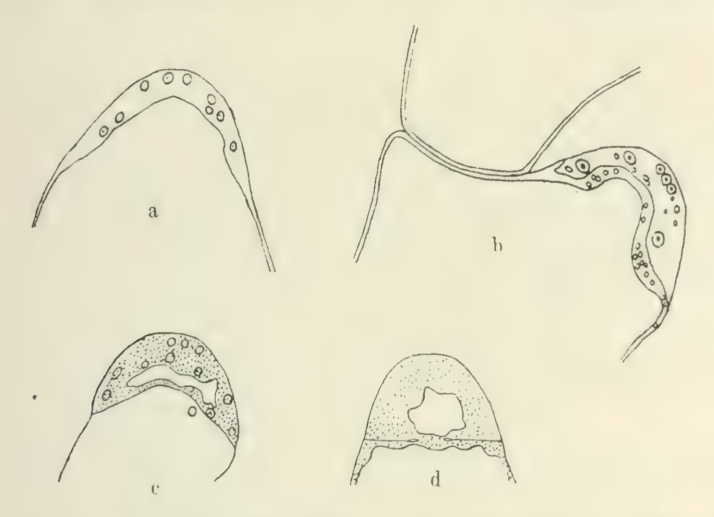


Fig. 95. *Griffithsia Bornetiana*. a Anhäufung von Cytoplasma am Zellende. b junge Membrananlage innerhalb des Plasmas. c und d ältere Stadien; bei d großer Porus in der Wand geblieben. Vergr. 330. (Nach J. F. LEWIS.)

durch die Zelle hindurch bilden (s. Fig. 95). Irgendwelche Beziehungen zur Kernteilung sind sicherlich nicht da, aber eine starke Wanderung von Nuclei zur Spitze scheint doch Vorbedingung für die Wandbildung zu sein. Die junge Zelle weist nach J. F. LEWIS anfangs eine sonderbare Form auf, da die Quermembran nicht gerade gestreckt ist, sondern solche Streckung erst allmählich erfährt. KYLIN (1916a, S. 100) sah bei *Gr. corallina* nur eine ringförmige Anschwellung, die von der Peripherie aus den Plasmakörper allmählich durchschnitt, also ganz ähnlich den Phänomenen, die wir von *Cladophora* her kennen. Ob LEWIS mit seinen abweichenden Beobachtungen wirklich im Recht ist, erscheint mir somit noch nicht sicher.

Der *Spirogyra*-Typus der Zellteilung ist insofern dem *Cladophora*-Typ ähnlich, als hier auch von außen ein Cellulosering vordringt, der den Protoplasten durch Einschnürung allmählich zerteilt (s. bereits AL. BRAUN 1851, S. 259ff.), s. Fig. 96. Aber hier beteiligt sich der Nucleus offensichtlich weit intensiver als dort bei dem ganzen Prozeß. Denn wir sehen Kern- und Zellteilung in nahem zeitlichen Zusammenhang. Nur ist noch nicht, wie bei den höheren Pflanzen, „zwischen den einzelnen

Stadien ein konstantes Verhältnis gegeben". Beide werden jedenfalls bei einem bestimmten Zustand der Zelle angelegt (STRASBURGER 1880a, S. 360). So beginnt bei *Sp. maiuscula* z. B. die Wandbildung viel früher als bei *Sp. nitida*, denn bei jener ist der Kern noch in Ruhe, während bei dieser bereits eine „Äquatorialplatte" vorhanden ist. Bei den Abkühlungs-, Narkose- und Zentrifugierversuchen, die verschiedene Forscher (GERASSIMOFF 1890, 1892, 1896, 1899, 1901, 1902, 1904b, 1905a u. b, NATHANSON 1900, VAN WISSELINGH 1903, 1904a u. b, 1909, 1915) anstellten, zeigte es sich, daß der Zusammenhang zwischen Wandbildung und Lage der Tochterkerne ganz aufgehoben werden kann. Darauf beruhte ja eine der Möglichkeiten, kernlose Zellen (siehe oben S. 144ff.) zu erzielen. Aber VAN WISSELINGH (1909, S. 165) betont doch ganz ausdrücklich, daß eine Zellteilung ganz ohne vorhergehende Kernteilung bis jetzt nie beobachtet wäre. Ja es ist wahrscheinlich, daß die Stelle, an der die Wand sich anlegt, schon vor Beginn der Kernteilung vom Nucleus determiniert ist, also auf einer „Nachwirkung" der Kerntätigkeit beruht. Das ließ sich auch experimentell begründen. VAN WISSELINGH (1909, S. 166) arbeitete dabei mit Zellen, die kurze Zeit vorher zentrifugiert waren, deren Kern dann aber schon seine Rückwanderung nach der alten Stelle angetreten hatte. Wenn nun der Nucleus in erneute Teilung eintrat, bevor er ganz den ehemaligen Platz erreicht hatte, so bildete sich die neue Zellwand auch nicht mehr genau in der Mitte der Zelle aus, „sondern genau zwischen den beiden Tochterkernen" (Fig. 97a). Ferner zentrifugierte der holländische Autor einen weiteren *Spirogyra*-Faden, der schon ein paar Tage zuvor zentrifugiert war. Das erste Mal war die Richtung so gewählt, daß die Kerne und die Chlorophyllbänder nach dem entgegengesetzten Ende geschleudert waren, als es der Richtung bei dem zweiten Versuch entsprach. Und ganz folgerichtig dem, was VAN WISSELINGH erwartet hatte, legte sich die neue Zellwand jetzt in dem Teile an, der durch den zweiten Versuch kern- und chloroplastenfrei geworden war. Die Wand war also, trotzdem man äußerlich nichts zu erkennen vermochte, in ihrer Lage nach dem ersten und vor dem zweiten Zentrifugierversuch bestimmt worden. Wie die Beeinflussung seitens des Kernes vor sich geht, wissen wir allerdings hier so wenig exakt wie oben bei der lokalisierten Membranbildung (vgl. Kap. 4c).

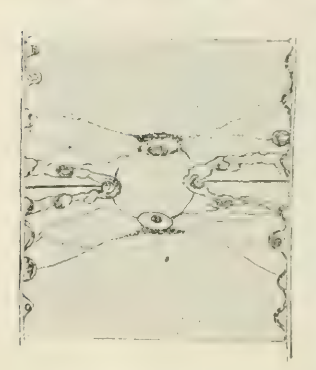


Fig. 96. *Spirogyra maiuscula.* Zelle im Begriff sich querzuteilen. Die beiden Tochterkerne noch wie in den Endphasen der Kernteilung zu einander gestellt. Vergr. 230. (Nach STRASBURGER.)

Auch beobachtete VAN WISSELINGH, daß, im Falle der Kern einer *Spirogyra*-Zelle von der gewohnten Lagerung in der Mitte der Zellachse abgewichen war (S. 168) und in die Nähe einer Längswand zu liegen kam, nur an dieser Seite auch eine Querwand angelegt wurde, „was natürlich die Entstehung einer unvollkommenen Querwand veranlaßte. . . . . In verschiedenen Fällen ereignete sich bei *Spirogyra* die Erscheinung, daß die „Karyokinese" mit der Bildung von zwei Querwänden verbunden

ist. Die beiden neuen Querwände befinden sich nahe beieinander (Fig. 97c) oder sie sind weit voneinander entfernt (Fig. 97b, hier unvollkommene Querwände). Die Erscheinung kommt bei einkernigen Zellen und bei Zellen mit zwei Kernen in der Medianebene vor. In derartigen Fällen muß man annehmen, daß die Längswand an zwei Stellen durch den einzigen Kern oder die beiden in der Medianebene sich befindenden Kerne beeinflußt wird". Ähnlich hatte bereits GERASSIMOFF (1892, S. 122 usw.) gesehen, daß unter Umständen simultan sich zwei Querwände in der Zelle bilden können.

Wir wollen uns auch an dieser Stelle noch daran erinnern, daß wir oben (S. 162) bereits darauf aufmerksam machten, wie gerade bei Algen, die sich nach dem *Spirogyra*-Typus wie nach anderen Typen teilen, die Wanderung der neugebildeten Tochterkerne unmittelbar an die Zellwand Indizien dafür abgab, daß hier Beeinflussungen stofflicher Art seitens des Nucleus anzunehmen sind.

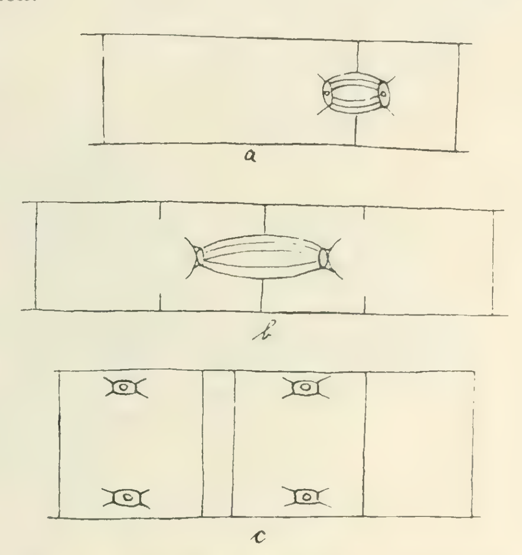


Fig. 97. *Spirogyra triformis.* a Kernteilung und Querwandbildung an ein Zellende verschoben. b Bildung von unvollkommenen Querwänden. c Bildung von Querwänden der Art, daß sehr ungleich große Zellen resultieren. Vergr. 250. (Nach VAN WISSELINGH).

Der *Spirogyra*-Typus ist unter den Algen sehr verbreitet; eine Modifikation davon findet sich nach PFITZER (1871, S. 114) und LAUTERBORN (1896, S. 68) bei einigen Diatomeen. So wird bei *Surirella* nicht an beiden Enden, sondern nur an einem die Ringfalte angelegt, welche dann „als dunkle Linie" langsam gegen das andere Zellende vorschreitet, Plasma und Chloroplasten dabei vor sich herschiebend und schließlich zerteilend. Andere Diatomeen verhalten sich aber in gewohnter Weise, so nach PFITZER und LAUTERBORN *Nitzschia*, *Pleurosigma*, *Pinnularia*, *Brebissonia*, *Melosira* usw. Auch sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß bei gewissen Desmidiaceen (LUTMAN 1911a für *Closterium*, CARTER 1920 für *Netrium* und *Cylindrocystis*) der erste Anfang der Zellteilung sich durch eine Einschnürung des Chloroplasten bemerkbar macht, worauf dann erst der Kern mit seiner Teilung folgt. Andere dagegen (ACTON 1916 für *Hyalotheca*, CARTER 1920 für *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Euastrum*, *Micrasterias* usw.) lassen die Chloroplasten-Teilung der des Kernes folgen.

Diesen Modi gegenüber stehen jene Fälle, in denen die junge Zellwand, die eine Zellteilung hervorruft, zunächst in toto als „Plasmaschicht" vorhanden ist, welche nun erst die Cellulose abscheidet. Bei den höheren Pflanzen ist die Anlage solcher cytoplasmatischer Ansammlung wenigstens normal mit der Kernteilung verknüpft, bei den Algen dagegen findet sie sich erst ein, wenn die letzten äußerlich sichtbaren Spuren in Gestalt

von „Spindelfasern“ verschwunden sind. Schöne Beispiele hierfür geben die Phaeophyceen. Für *Sphacelaria* konstatierte bereits wieder STRASBURGER (1880a, p. 348), daß nach Verschwinden der Spindelfasern das Plasmanetz der Zelle eine Anordnung einnähme, die ihn damals noch an die „Verbindungsfäden“ erinnerte, wie wir sie beim Embryosackwandbeleg weiter unten kennen lernen werden. „Und innerhalb der so angeordneten Netze sammelt sich im Äquator das körnige Material“. Aus ihm bilden sich „quere Brücken aus, die sich allmählich zu einer vollständigen äquatorialen Platte ergänzen“ (STRASBURGER 1892b, S. 56). SWINGLE (1897, S. 338) bestätigte für *Stypocaulon* die Angaben seines



Fig. 98. *Stypocaulon scoparium.* Zellplattenbildung in einer primären Segmentzelle (Kerne wegen schlechter Fixierung etwas zu nahe an die Plasmamasse gerückt). Vergr. 800. (Nach SWINGLE.)

Lehrers (Fig. 98). Die Lage der zukünftigen Wand wird nach ihm zuerst in einer Gruppe von Cytoplasmawaben angedeutet, die eine geringe Neigung zu einer Querstellung zeigen. Das geht indes ganz allmählich weiter, und „sobald die Querstellung mehr ausgeprägt ist, werden die Wabenwände zusammenhängender und liegen jetzt in einer Ebene“. Die gröberen Wabenwände besitzen eine Anzahl winziger Körnchen, und kurze Zeit darauf bemerkt man eine feine Linie, welche sie miteinander verbindet. Das ist aber der Beginn der zukünftigen Wand. Sehr schön läßt sich hier der Kerneinfluß für die Wandbildung zeigen. Denn wenn einmal die zwei Tochterkerne, zwischen denen die Wand auftritt, ungleiche Größe haben, erweist sie sich entsprechend näher an den kleineren Kern gerückt.

MOTTIER (1900) bestätigte für *Dictyota* die Richtigkeit von SWINGLEs Angaben, er möchte nur an keine „actual transformation of the alveolar walls“ in die neue Plasmamembran glauben, sondern an ein Heranschaffen von „Kinoplasma“ entsprechend den Vorstellungen von

STRASBURGER, der bekanntlich unter diesem Terminus eine besondere Modifikation, mindestens einen Funktionszustand, des Cytoplasma verstand. Von sonstigen Publikationen will ich hier noch die von YAMANOUCHI für *Fucus* (1909a), *Cutleria* (1909b, 1912) und *Zanardinia* (1913b) sowie die von KYLIN (1918) für *Chorda* hervorheben.

Bei dem *Oedogonium*-Typus, den wir seit STRASBURGER (1875, 1880a, 1893b, S. 109, vgl. auch VAN WISSELINGH 1908) kennen, fehlt gegenüber dem der Phaeophyceen die allmähliche Umbildung eines Wabennetzes. Die „Plasmabrücke" spannt sich hier vielmehr gleich in Form eines dünnen „Fadens", wenn auch wohl spumoiden Baues, durch die Zellvakuole hindurch. Ob darin die Cellulosebildung auf einmal oder succedan erfolgt, mag gleichgültig sein und kann vielleicht wechseln. Und *Oedogonium* verhält sich wohl darin so (s. a. OLTMANNS 1904, S. 214)



Fig. 99. *Tetraspora lubrica*. Anlegung der jungen Zellwand im Innenraum der alten Kernspindel. Die Teilung der Zelle findet von innen nach außen statt. (Nach MAC ALLISTER.)

wie *Coleochaete*, von der JOST (1895) angibt, „daß die Anfänge der Zellplatte „bald frei mitten in der Zelle gefunden" wurden, und daß sie sich bald „der alten Zellwand einseitig ansetzten und ganz allmählich bis zur andern Seite fortwuchsen". CH. E. ALLEN (1905b) sah noch, daß gerade bei dieser Gattung sich die Zellplatte innerhalb der alten „Kernspindel" in einer körnigen Cytoplasmamasse anlegt, „welche durch einige Centralspindelfasern mit dem die Tochterkerne umgebenden Plasma verbunden ist". Und manche Fälle scheinen fast noch mehr nach den höheren Pflanzen hinüberzuleiten, bei denen die junge Plasmaplatte noch unmittelbar innerhalb der persistierenden Spindelfasern sich formiert. Man beachte z. B. in Fig. 99 die Zellplattenbildung von *Tetraspora lubrica* (MAC ALLISTER 1913a). Sie schreitet hier genau wie bei den höheren Pflanzen von innen nach außen in der Bildung fort. Nur ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob die „collection of granules", die den Anfang der Plasmaplatte ausmachte, mit der Spindelfigur unmittelbar noch zusammenhing.

Im übrigen wäre auch bei diesem Zellteilungstypus darauf aufmerksam zu machen, daß bei ursprünglicher centrischer Kernlage die Wandbildung excentrisch verläuft. Das ist ja z. B. bei *Oedogonium* zur Regel geworden. Der charakteristische „Cellulosering", der zuvor durch Verquellung bestimmter Wandpartien die Anlage der jungen Wand zu determinieren scheint, über den wir aber in unserm Buche nichts zu

sagen haben, ist sicherlich viel weniger das primäre Teilungsmoment, als man dies glauben sollte. Denn G. KLEBS (1896, S. 288) fand, daß in Zuckerlösungen kultivierte Oedogonien die nämliche Teilung in ungleich große Tochterzellen wie in der normalen Ontogenese auch ohne vorhergehende Bildung des Ringes ausführen können. Die Kernlage ist also auch hier höchstwahrscheinlich das primäre[1]). Und wo, wie zuweilen bei *Polysiphonia* (K. ROSENVINGE 1888a), sich einer der eben gebildeten Tochterkerne einseitig aus der Längsachse der Zelle herausbegibt, da legt sich auch gleich die Zwischenwand nicht mehr gerade, sondern schräg zwischen den Kernen an.

Bei den Pilzen und ebenso bei den Schizophyten kommt es wohl ebenfalls in den Zellen zur Bildung von Plasmaplatten, die den Zellsaftraum durchqueren und in dem sich dann die Zellwände anlegen. STRASBURGER (1880a, S. 222) machte bereits darauf aufmerksam, daß je nachdem ein größeres Zellumen vorhanden ist oder nicht, die junge Wand sich entweder succedan bildet, d. h. vom Rande nach der Mitte zu fortschreitet, oder simultan, d. h. gleich auf einmal sich ausscheidet. Eine spezielle Studie darüber finden wir bei BAUM (1900). Im einzelnen gibt es sicherlich Variationen, die sich nur wegen der geringen Zellbreite schwerer voneinander sondern lassen als bei den Algen. So beschreibt BRIERLEY (1915) für die Conidienbildung von *Thielavia basicola* sogar den „*Cladophora*-Typus", d. h. die Zellwand ist ganz „of cytoplasmic determination and merely remotely or indirectly subject to nuclear control" und Mlle. BENSAUDE (1918) sieht bei *Coprinus fimetarius* zweierlei Sorten von Wänden, die einen unmittelbar nach der Kernteilung und die anderen, welche sich als „cloisons tardives" erst viel später ganz unabhängig von den Kernen einschalten. Ich vermute, daß sich in vielkernigen Hyphen auch sonst gleiches finden wird. Und ein anderes Extrem schien *Basidiobolus* zu repräsentieren, bei dem FAIRCHILD (1897) von der Bildung einer Zellplatte wie bei den höheren Pflanzen sprach. Allein auch hier haben RACIBORSKI (1896), WÓYCICKI (1904) und E. W. OLIVE (1906a) gezeigt, daß die Spindelfasern immer dann völlig verschwunden sind, wenn die Plasmaplatte sich anlegt. Es ist noch nicht einmal der *Tetraspora*-Typ vorhanden, denn die Zellplatte und -Teilung geht von außen nach innen vor sich (s. Fig. 100).

In seltenen Fällen bleiben die Querwände überhaupt unvollkommen. KÜSTER (1915, S. 793) nennt das „fraktionierte Querwandbildung".

Solches beschreibt Frl. TERNETZ (1900) für *Ascophanes carneus*, bei dem durch die Lücken in der Wand selbst noch die Plasmaströmung hindurchgehen kann, und als Ausnahme BRIERLEY (1915, S. 489) für die Conidienbildung von *Thielavia*.

Ähnlich gibt GUILLIERMOND (1907c) für das zu den Schizophyten gehörige *Phormidium favosum* und andere Cyanophyceen an, daß noch, bevor eine Querwandbildung fertig gestellt ist, in beiden Tochterzellen

[1]) Natürlich wäre es denkbar, daß der Kern normal auch auf die Veränderung der Wandsubstanz einwirkt. Und das braucht nicht bloß bei *Oedogonium* der Fall zu sein, sondern scheint auch sonst vorzukommen. VAN WISSELINGH (1912b) gibt z. B. an, daß an der Stelle, an der die Zellteilung statthaben wird, schon vorher eine chemische Modifikation der Zellwand zu beobachten ist. Der Cellulosegehalt wird kleiner, die Dehnbarkeit nimmt zu.

sich bereits die nächstfolgende Zellteilung durch Bildung von schmalen Membranringleisten vorbereitet.

Zusammenfassend lesen wir übrigens für die verwandten Bakterien bei BENECKE (1912, S. 155), daß die neue Querwand zwar auch innerhalb einer Cytoplasmabrücke sich anlegt, aber erst als eine Ringleiste innen an der Längswand erscheint, „welche breiter und breiter wird, bis die ursprünglich in der Mitte offene Querwand sich schließt". Äußerlich kann die Längswand sich an der Stelle, an der die neue



Fig. 100. *Basidiobolus ranarum.* a Beginn der Zellteilung. b weiteres Fortschreiten; einzelne radiäre Plasmaansammlungen um den Kern sind wohl auf Diffusionsströme zurückzuführen. (Nach E. W. OLIVE.)

Wand zu liegen kommt, etwas eingeschnürt haben (z. B. A. MEYER 1897 für *Bacillus asterosporus*). Doch kann die Einschnürung auch erst nach Fertigstellung der Wand vor sich gehen, wie bei *Bacillus hirtus* (ELLIS 1906). Die Schizophyten schließen sich also ganz an die Pilze an. Und wo, wie bei *Bacillus Bütschlii* (SCHAUDINN 1902) ein etwas abweichender Modus für die Zellteilung beschrieben ist, da handelt es sich wohl nur um eine andere Form der Plasmaplatten-Ausbildung und nicht um eine solche der Zellwand (vgl. BENECKE 1912, S. 155).

Nicht nur die allerniedersten, sondern auch die höchststehenden Pflanzen können aber unter Umständen eine Zellteilung zeigen, die an den *Oedogonium*-Typus erinnert. Das ist aus den neueren experimentellen Funden von HABERLANDT (1919, 1920, 1921) zu ersehen. Eine Kernteilung kann dabei sogar ganz ausbleiben, und der Autor konnte höchstens gewisse Vorbereitungen zu einer solchen beobachten, denen vergleichbar, wie wir sie bei „lebhaft funktionierenden Zellen" kennen lernten (vgl. Kap. 4a). Bei Kultur von Haarzellen des *Coleus Rehneltianus* in 9 % Traubenzuckerlösung teilte sich die Zelle nach Plasmolyse oftmals in zwei ungleich große Fächer (HABERLANDT 1919), seltener

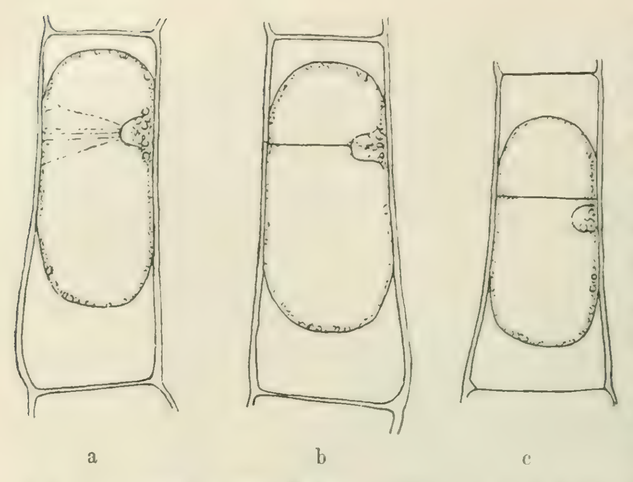


Fig. 101. *Coleus Rehneltianus.* Haarzellen nach Plasmolyse. Entstehung der jungen Zellwand. (Nach HABERLANDT.)

war das (1920, S. 333) auch in Epidermis- und Markzellen zu beobachten. Der Kern wanderte dabei (1919) aufwärts entlang der Außenwand, und es strahlten Plasmastränge durch die Zellvakuolen hindurch hinüber nach der entgegengesetzten Längswand (Figur 101a). Diese ordneten sich dann nach einiger Zeit in einer Ebene zu einem breiteren Strang und verschmolzen zu einer Plasmaplatte (Figur 101b). Der Kern rückte nun aus der Platte hinaus, und die dabei entstehende Öffnung wurde bald durch Hinzutritt von Cytoplasma geschlossen. Häufig entstand darauf in der Mitte der Plasmaplatte eine neue Cellulosehaut wie bei *Oedogonium*: die Zelle hatte sich zweigeteilt.

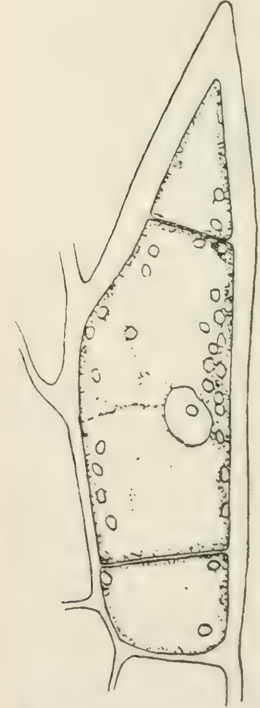


Fig. 102. *Helodea densa.* Blattzahn nach Plasmolyse und folgender Kultur in Knoplösung und Leitungswasser. Es sind zwei Querwände gebildet. (Nach HABERLANDT.)

Ähnliches erfolgte in gewissen Fällen auch nach Verwundung der Zellen in den Haaren von *Pelargonium* (HABRLANDT 1921, S. 28). Freilich schien es hier einige Male, als wenn ein direkter Einfluß des Kerns bei dieser Wandbildung nicht anzunehmen wäre. Wir sehen diesen wenigstens während des ganzen Umbildungsvorgangs völlig unverrückt an einer Stelle innerhalb der Zelle liegen. Ganz das gleiche hatte HABERLANDT (1919) bereits an plasmolysierten Blättern von *Helodea* beobachtet. Die Blätter waren ein paar Stunden in 9% Traubenzucker gewesen, darauf zwei Tage in KNOPscher Lösung und schließlich in Leitungswasser kultiviert. Nach Rückgang der Plasmolyse fielen wieder die zarten den Zellsaftraum durchziehenden Plasmafäden auf und ebenso formte sich aus ihnen eine Plasmaplatte. Der Kern hatte sich gar nicht bewegt (Fig. 102). Das würde also an den „*Cladophora*-Typus“ erinnern. Und ganz ähnlich wie dort legte sich die junge Querwand auch in Form einer Ringleiste an, die dann erst succedan, und nicht simultan wie bei *Coleus*, zur vollständigen Wand auswuchs (Fig. 103 und 104).

Am besten ließ sich diese Wandbildung in den Blattzähnen und den angrenzenden Rand-

zellen, seltener in den Assimilationszellen in der Nähe des Blattrandes, beobachten.

Eine aktive Einschnürung des Protoplasten, und zwar wohl infolge des Auftretens von Spannungen im Innern, die von der Peripherie aus nach innen weiter ging, sah HABERLANDT (1919) neben dem für

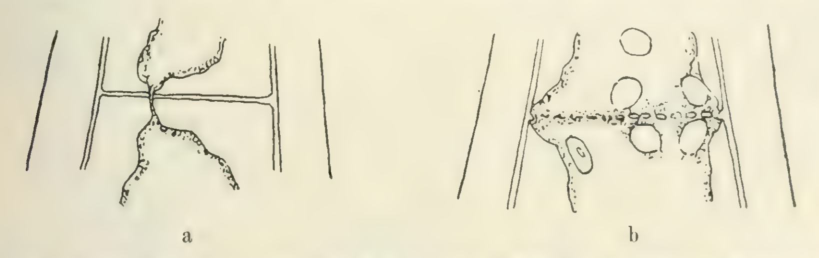


Fig. 103 *Helodea densa.* Partie eines Blattzahns, in der nach Plasmolyse die Teilung eingetreten ist. a Die Querwand weist nur ein einziges kleines Loch auf, das von der Plasmabrücke durchsetzt ist, die die beiden Teilprotoplasten verbindet. b desgleichen, die Querwand besitzt jedoch, einer „Siebplatte" gleichend, eine größere Anzahl kleiner Löcher (nachträglich mit 50% Glycerin plasmolysiert). (Nach HABERLANDT.)

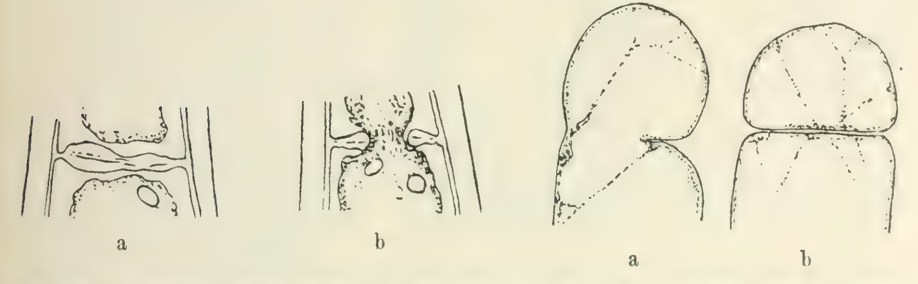


Fig. 104. *Helodea densa.* Wie in Fig. 103. a Querwand mit beiderseitigen sekundären Verdickungsschichten. b verdickte Querwand mit großem Loch (nachträglich mit 50% Glycerin plasmolysiert). (Nach HABERLANDT.)

Fig. 105. *Allium Cepa.* Protoplasten der Epidermiszellen in Zwiebelschuppen von *Allium Cepa* nach Plasmolyse. a Einschnürung des „Plasmaschlauches". b Die Durchschnürung ist vollendet. (Nach HABERLANDT.)

Coleus beschriebenen Modus u. a. nach Plasmolyse in den Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium Cepa* (Fig. 105). Zwischen den sich voneinander entfernenden Plasmaflächen tritt dann die junge Zellwand auf: der Zellkern zeigt wieder höchstens Ansätze zu einer Teilung.

HABERLANDT meint, und nach unseren sonstigen Kenntnissen werden wir ihm ganz darin beipflichten müssen, daß auch da, wo eine Beteiligung des Nucleus äußerlich nicht sichtbar wird, doch von diesem produzierte Hormone für die Wandbildung verantwortlich zu machen sind. Sie müßten dann eben jeweilen wieder aus weiterer Ferne an den Verbrauchsort hin diffundieren. Vielleicht könnte durch die Plasmolyse eine Konzentration der fraglichen chemischen Stoffe herbeigeführt werden (HABERLANDT 1920), geht doch die Verlängerung des plasmolysierten Zustandes mit einer Erhöhung der Zahl der Zellteilungen parallel und

wird doch, ganz seltene Ausnahmen abgerechnet, eine baldige Deplasmolyse jede Zellteilung ganz unterdrücken.

Wir erwähnten soeben, daß neben der „passiven“ auch eine „aktive“ Durchtrennung des Protoplasten vorkommen kann. Und wir müssen jetzt betonen, daß solche bei „nackten“ Zellen der einzige Modus ist. Amöben und Myxomyceten, Flagellaten und selbst Myxobakterien (VAHLE 1909, BENECKE 1912, S. 156) werden sich jedenfalls aktiv durchschnüren. Und das gleiche wird da der Fall sein, wo die Plasmakörper innerhalb ihrer Zellwände eine größere Selbständigkeit bewahrt haben, wie bei den vegetativen Zellen der Dinoflagellaten und gewissen Confervaceen und der Schwärmsporenbildung aus der Zygote bei *Volvox* und *Oedogonium* (s. STRASBURGER 1880a, S. 225, BERTHOLD 1886, S. 177, OLTMANNS 1904, S. 22, 47). Überall sehen wir, wie die Anordnung im Zellinnern plötzlich aus einer „monocentrischen“ in eine „dicentrische“ übergeht (LUNDEGÅRDH 1912a, S. 511ff.). Der Vorgang der Teilung ist dabei wohl verwickelter, als es zunächst den Anschein hat. So bemerkt JAHN (1904, S. 88) von der Teilung bei den Schwärmern von *Stemonitis flaccida*, es mache den Eindruck, daß eine Zerreißung der „Spindelfasern“ von der letzten Kernteilung her durch Zersprengung „von innen heraus“ vorhanden sei, dann aber scheine auch wieder eine „zusammenpressende Kraft“ dabei tätig zu sein. „Beide Arten und Kräfte wechseln wohl je nach den Strömungen ab und bringen vereint die Trennung der Fasern und die Zellteilung zustande“. Und für die Durchschnürung der Amöben hat neuerdings KÜHN (1917) auseinandergesetzt, wie bei der normalen Plasmateilung mechanische Dehnung durch „Binnenkörperspindel“ und physikalisch-chemische Wirkung von den Tochterkernen zusammenarbeiten. Der Autor sucht zu beweisen, daß von diesen „durch örtliche Änderung der Oberflächenspannung“ das Plasma zur Furchenbildung veranlaßt wird. Warum nun aber das eine Mal bei nicht kugeligen Organismen die Zellteilung in der Längsachse erfolgt wie bei den Flagellaten, ein anderes Mal in der Querteilung, wie bei den Schizophyten, wissen wir leider nicht. Vielleicht hat die Lage der Bewegungsorgane im ersteren Falle etwas dabei mitzusprechen, die ja nur an einem Pole befestigt sind und die ganz gewiß die Längsteilung hier „zweckmäßig“ erscheinen lassen (DOFLEIN 1916, S. 151ff.). Im Lichte der neueren Ausführungen von SPEK (1918a), daß letztenfalls die Stelle der „Durchschnürung auf eine Zone erhöhter Oberflächenspannung zurückzuführen“ ist, müßten wir also nachzuweisen versuchen, daß die cyclischen Änderungen der Oberflächenspannungen in beiden Fällen in verschiedener

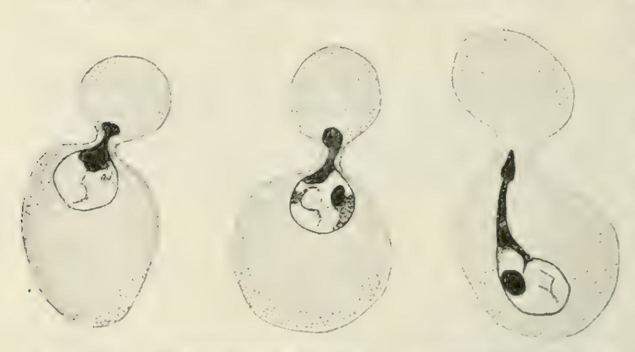


Fig. 106. *Saccharomyces cerevisiae.* „Sprossende“ Zellen. Der Kern begibt sich erst nachträglich in die Tochterzelle. Man achte auf die sonderbaren Formveränderungen des Nucleus. (Nach GUILLIERMOND.)

Weise vor sich gehen (vgl. unten Kap. 5 f.). Auch LUNDEGÅRDH (1912 a, S. 511 ff.) hat in seinen „Grundzügen zu einer Theorie der Zellteilung" näher ausgeführt, wie speziell solche Spannungsänderungen durch das Aufgeben der centralen Stellung seitens des Kerns erfolgen müssen.

Schnürt sich der Protoplast nicht in zwei annähernd gleich große Teile durch, sondern beobachten wir einen streng lokalisierten Wachstumsvorgang, so daß der neue Teil wie eine Art „Knospe" der Zelle aufsitzt und sehen wir dann erst dieses neue Gebilde sich trennen, so sprechen wir von einer Zellteilung durch „Sprossung": Solche kennen wir von Saccharomyceten (Fig. 106), Ustilagineen und anderen Pilzen.

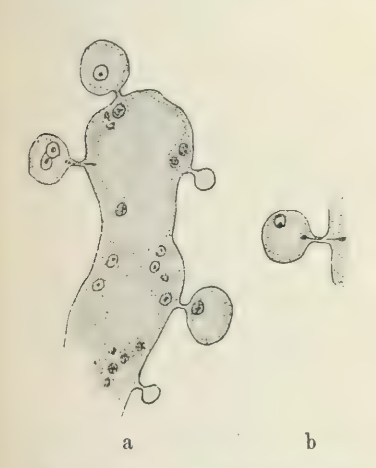


Fig. 107. *Hyphelia terrestris.* a Hyphen mit jungen Conidien, z. T. noch auf dem Wege der Bildung. b einzelne Conidie, Eintritt des zweiten Kerns. Vergr. 1500. (Nach JUEL.)



Fig. 108. *Hyphelia pulvinata.* a Hyphe mit jungen Conidien; die Kerne sind noch nirgends in sie eingetreten. b junge Conidie, Eintritt des zweiten Kerns. Vergr. 1500. (Nach JUEL.)



Fig. 109. *Delesseria sanguinea.* Neugebildete vegetative Zelle. Vergr. ca. 2500. (Nach SVEDELIUS.)

Oftmals kann diese Form der Zellteilung neben der gewöhnlichen und nur unter besonderen Außenbedingungen vorhanden sein; in anderen Fällen, wie bei den Saccharomyceten, können systematisch sonst nahestehende Gattungen hierin differieren (*Saccharomyces* und *Schizosaccharomyces*). Auch haben wir ja vielfältig die Tatsache bestätigt gefunden, daß die Lage der Teilungsebene in der Zelle prinzipiell gleichgültig ist (s. schon resumierend bei BERTHOLD 1886, S. 180) und demzufolge die beiden Tochterzellen von verschiedener Größe sein können.

Überall kann hier zwar eine Kernteilung der Zellteilung vorausgehen, aber für Saccharomyceten betonen schon DANGEARD (1892 c), wie BUSCALIONI (1896) und WILHELMI (1898), GUILLIERMOND (1903, 1904 a usw.) wie KOHL (1908), daß das umgekehrte der Fall sein kann, ja daß anscheinend gar keine Beziehung zwischen der Kernlage und dem Orte der Knospenbildung vorhanden zu sein braucht. Das gleiche gibt MAIRE (1898) für Ustilagineen an. Nur gelegentlich kann auch eine „stretta relazione . . . tra la posizione del nucleo ed il punto in cui si forma la gemma" nachgewiesen werden (BUSCALIONI und CASAGRANDI 1898 für *Saccharomyces appendiculatus*, vgl. auch die Zusammenfassung bei PAVILLARD 1910, S. 516).

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Basidienbildung: denn nachdem in der jungen Basidie der Kern sich durch zwei Teilungsschritte geteilt hat, werden, ohne daß die Kerne hierhin ihre Wanderungen ausführen, vier „Sterigmen“ und durch Anschwellung ihrer Enden vier Basidiosporen gebildet. Erst nachträglich verlassen die Nuclei die Basidienbasis und begeben sich in die Sporen. Und doch haben wir bereits bestimmte Beziehungen in Form von feinen „Strängen“ kennen gelernt (s. oben S. 159, Fig. 78), welche die Nuclei mit dem Plasmoderma der Sporen dauernd zu verknüpfen vermögen. Interessant ist in diesem Zusammenhang ein Fund von RUHLAND (1901), wonach bei *Hypholoma appendiculatum* einmal nur drei Kerne in der Basidiospore vorhanden waren und sofort sich auch nur drei Sterigmen ausbildeten.

Rein morphologisch dürfen wir den Basidien die „Conidien“ an die Seite setzen, bei denen die „Sprossung“ nach demselben Modus verlaufen kann (s. z. B. MAIRE 1902, JUEL 1920, Fig. 107 u. 108), und selbst, wenn die Zellteilung einmal auf dem „normalen“ Wege der Zweiteilung zustande kommt, wie bei *Sphaerotheca* nach DANGEARD (1897a), braucht keine engere Beziehung zwischen ihr und der Kernteilung vorhanden zu sein. Denn die untere Zelle behält zunächst die beiden Tochterkerne, und erst nachträglich wandert durch ein Loch in der jungen Zellwand der eine Nucleus unter Formveränderung in die obere Zelle (vgl. auch das Résumé bei GUILLIERMOND 1913, S. 527). Ferner sei an die Vorgänge der Spermatienbildung von Florideen, Ascomyceten und Uredineen erinnert. Auch hier hat die junge Zelle immer die Form einer Knospe, und wo die Anlage auf breiterer Basis erfolgt, da wird durch aktives Gestalten des Protoplasten die Einschnürung gegen die Mutterzelle hin doch bald so verengert, daß zum Schluß eine leichte weitere Kontraktion genügt, um die Zellteilung zu Ende zu führen. Daß gerade bei Algen auch in vegetativen Zellen die jüngeren den älteren schließlich ähnlich sproßförmig aufsitzen können, ist eine allbekannte Erscheinung (s. z. B. Fig. 109). Weniger bekannt dürfte sein, daß es einzelne Organismen gibt, wie die Volvocale *Stephanosphaera Fabreae*, bei der gegen die Regel die Teilung in Form einer hefeähnlichen Sprossung vor sich gehen kann (DANGEARD 1910b).

Bisher haben wir in allen Fällen einer aktiven Beteiligung der Protoplasten bei der Zellteilung immer nur von einer Teilung in zwei Komplexe gesprochen. Aber es kann sich auch eine „polycentrische“ Anordnung des Gesamtprotoplasmas vorbereiten und demzufolge eine simultane Zellteilung in eine größere Anzahl von Zellen resultieren.

Das Merkwürdige ist dabei wohl das, daß eine Vielkernigkeit und damit doch auch eine polyzentrische Verteilung der „lebenden Substanz“ schon lange da sein kann und doch von einer Tendenz zur „Vielzellbildung“ noch nichts zu verspüren ist. Erst von einem bestimmten Augenblick an, meist, wenn die Zellen sich zu Organen der geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Vermehrung ausgebildet haben, wird das scheinbar Versäumte nachgeholt.

Ist nun hier ein besonderer „Teilungswecker“ im Sinne von LUNDEGÅRDH (1912a, S. 520) neu aufgetreten? Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß das in der Tat der Fall ist und daß die heranwachsenden Nuclei diese Rolle übernehmen. Wird in einem gegebenen Augenblicke so viel Substanz von ihnen assimiliert sein, daß „Spannungen“ in dem

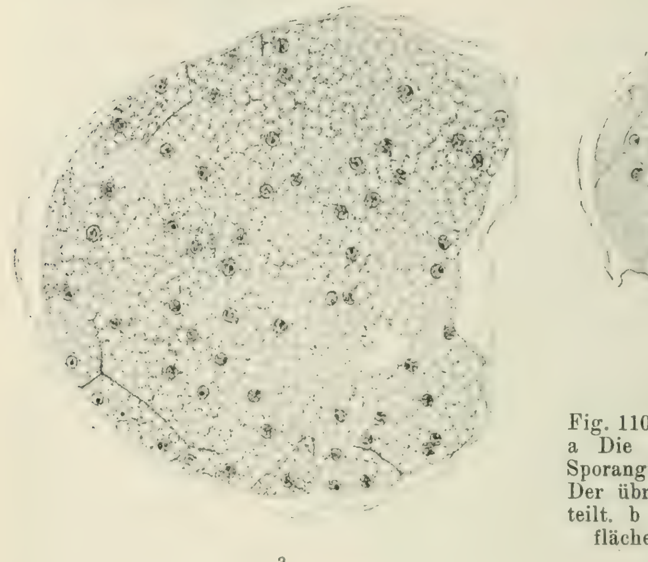
Plasma auftreten, so wird damit das Signal zur Gesamt„aufteilung" gegeben sein. Das kann zunächst zur Bildung von zwei Komplexen führen, die sich erst später weiter teilen. So beschrieb bereits STRASBURGER vor langen Jahren (1880a, S. 211ff., s. a. 1893b, S. 110, ferner BERTHOLD 1886, S. 294, HEIDINGER 1908, S. 339), wie bei der Anlage der Sporangien, Oogonien und Antheridien von *Vaucheria* in dem bis dahin zellwandlosen Faden am Grunde der Auswüchse, die zu den Fortpflanzungsorganen werden, eine rasche Trennung im Cytoplasma auftritt und sofort „der Wandbeleg des Schlauches von demjenigen des Sporangiums rasch zurücktritt; zwischen beiden entsteht ein cylindrischer, von farbloser Flüssigkeit erfüllter Raum". Die Spannung braucht in jedem der nun getrennten Protoplasten nicht dauernd so zu bleiben. STRASBURGER selbst sah (S. 212), daß oft schon nach einer Viertelstunde die beiden nun selbständig gewordenen Zellen sich wieder bis zur Berührung nähern können (s. besonders auch HEIDINGER), aber die Hauptsache ist, daß die Trennung in den meisten Fällen doch eine bleibende wird. Der kurze Augenblick, in dem die Spannung „zu groß" geworden war, hat genügt, die Teilung und damit die dauernde Trennung herbeizuführen. Diese wird durch Celluloseabscheidung zwischen den beiden neuen Zellen stabilisiert. MIRANDE (1913) weist neuerdings noch darauf hin, daß jeder Protoplast dabei seine eigene Cellulosewand erzeugt.

Ein Schritt weiter ist es, wenn der vielkernige Protoplast simultan in mehrere Zellen aufgeteilt wird. Wir sprechen dann von der „Zerklüftung" oder „Cleavage" und wollen damit angeben, daß die neu entstehenden Wände ähnlich den „Klüften" oder „Rissen" beim Eintrocknen feuchten Bodens auftreten. Der Teilungsprozeß geht hier in sehr vielen Fällen immer weiter, bis schließlich in jeder der neuen Zellen nur noch ein einziges „Centrum" vorhanden ist. Das Bild, das wir soeben gebrauchten, gibt uns vielleicht schon einen Anhalt für ein causales Moment, das bei der Zerklüftung eine Hauptrolle spielt. Das wäre der mit der „Reife" häufig sich vergrößernde Wassermangel, der neben einer verstärkten Assimilation der Kerne und der dadurch hervorgerufenen relativen Reduktion des Cytoplasmas ein „primum movens" darstellen könnte. Dies Moment wurde schon 1886 (S. 308) von BERTHOLD, 1888 von ROTHERT und 1889 von HARTOG erkannt, und letzterer schreibt für die einleitenden Vorgänge bei der Sporenbildung von Saprolegniaceen: „Chaque spore débute par la concentration du protoplasma autour du noyau, avec expulsion de suc protoplasmique dans les lacunes vacuolaires du sporange". Wir müssen uns nur davor hüten, ohne weiteres ein einfaches Austrocknen anzunehmen. Es muß sich vielmehr um eine besondere Form der colloiden „Entmischung" handeln, denn in die zwischen den Teilkomplexen auftretenden Spalten wird ja eine wässerige Flüssigkeit ausgeschieden (s. a. SWINGLE 1903, S. 29).

Besonders eingehend ist diese „Cleavage" von HARPER (1899, 1900b) für *Synchytrium*, *Pilobolus*, *Sporodinia* und *Fuligo* sowie von SWINGLE (1903) für *Phycomyces* und *Rhizopus* beschrieben (s. Fig. 110a u. b). Die Aufteilung in die Einzelsporen geschieht bei *Synchytrium* und *Fuligo* durch Einschnürung vom Plasmoderma aus. Bei *Pilobolus* sind daneben aber auch „Vakuolen" im Inneren tätig, von denen aus die Spaltenbildung verläuft. Und bei *Sporodinia* und *Phycomyces* werden gar keine „surface-furrows" gesehen und die Vakuolen scheinen die

alleinige Rolle des Teilungsmoments zu übernehmen, wenn sie auch sicherlich selbst erst infolge des veränderten Stoffwechsels sich gebildet haben. Ebenso finden sich Differenzen bezüglich der Kern- und Zellteilungen selbst bei nahen Verwandten. So sind die ersteren bei *Trichia* ganz beendet, wenn letztere beginnen (STRASBURGER 1884c), während sie bei *Fuligo* beide nebeneinander herlaufen (HARPER 1900b).

HARPER (1914) hat dann in einer späteren Studie für die Aufteilung des Sporangiums von *Didymium* näher ausgeführt, wie die (S. 137) „nuclei really tend occupy a layer of the cytoplasm next adjacent to the plasma membrane bounding the capillitial cavities". Die meisten



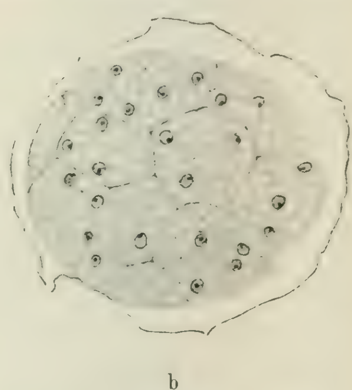


Fig. 110. *Synchytrium decipiens.* a Die „Cleavage" beginnt im Sporangium an der Oberfläche. Der übrige Teil ist noch unzerteilt. b das gleiche von der Oberfläche gesehen. Vergr. 500. (Nach HARPER.)

Kerne (75% der Gesamtmenge) befanden sich sogar in einem Teilungsstadium. Und „the cleavage planes would naturally follow zones of greatest waterloss thus isolating such acid-containing areas . . . If the nuclei either by reason of their characteristic chemical content (nucleoproteids, nuclear acid) or by the products of their metabolism could thus become centers of moisture retention we should have a factor which would tend to such an orientation of the cleavage planes as in the end would produce uninucleated spore units. The chemical changes in the colloids in such acid region might lead even to the visible differentiation of the hyaline zones which in the later stages of cleavage in *Fuligo* and the spore embryos of *Pilobolus* seem to predetermine the planes of the cleavage furrows". Also die Kerne würden als „centers of water retention" und als „centers for the production of plasma membrane materials" selbst da einwirken können, wo sie sich nicht in der unmittelbaren Nähe der Spaltungsebenen befinden. Niemals bilden sich ja auch Teilstücke ganz ohne Kerne!

Die Aufspaltung kann völlig ohne Auftreten besonderer „faseriger" Strukturen im Cytoplasma vor sich gehen, wie bei *Synchytrium* und den

untersuchten Mucorineen. Es können jedoch auch fädige Differenzierungen sich zeigen (HARPER u. DODGE 1914 bei Myxomyceten). Wo sie vorhanden sind, stellen sie vielleicht die Bahnen für den Transport der supponierten Stoffe dar, die von den Kernen zu den Spalten gehen (die hohlen „Capillitiumfasern" dürfen dagegen wohl als Ausscheidungen innerhalb der Spalten angesehen werden: BISBY 1914).

Zwischen den sich trennenden Teilen bleiben öfters noch feine Plasmafäden ausgespannt (so bei *Hydrodictyon* nach G. KLEBS 1891), doch ist das wohl ohne prinzipielles Interesse. Wichtiger ist dagegen, daß in manchen Fällen ein Teil des ursprünglichen Syncytiums zuweilen „unaufgebraucht" zurückbleiben kann. Hierher gehören die „centralen Zellsaftblasen" bei *Ulothrix, Botrydium, Bryopsis* usw., (BERTHOLD 1886, S. 296 u. 305) und *Hydrodictyon* (G. KLEBS 1891), die durch einen eigentümlichen Zellteilungsprozeß als steriler Teil von der fertilen Zelle abgeschieden werden. Daneben bleibt wohl auch eine dünne periplasmatische Schicht zurück, die nicht in die Bildung der Zoosporen oder Gameten aufgenommen wird (G. KLEBS 1891, S. 856; vgl. auch bereits ROTHERT 1888 für die Saprolegniaceen).

Wir können die zahlreichen Arbeiten, die sich mit der „Vielzellbildung" bei den Thallophyten befassen, nicht einzeln durchnehmen. Es muß genügen, sie zu registrieren, ohne daß wir dabei Vollständigkeit anstreben, zumal für unser eigentliches Thema, die Beziehungen des Kerns zu diesen Teilungen, nicht sonderlich neue Daten sich ergeben. Ich nenne also nur kurz die Publikationen von BÜSGEN (1882) für die Phycomyceten allgemein, von ROTHERT (1888), DANGEARD (1890a und b), J. E. HUMPHREY (1893), HARTOG (1895) und DAVIS (1903) für die Saprolegniaceen, von BUTLER (1907) für *Pythium*, von F. MOREAU (1913a, 1915b)[1]) für die Mucorineen, von RYTZ (1907), GRIGGS (1909b), KUSANO (1909b), BALLY (1911), G. TOBLER-WOLFF (1913) für die Chytridiaceen, von BARRETT (1912a und b) für *Olpidiopsis* und *Blastocladia*, von WAGER (1913) für *Polyphagus*, von CONARD (1910) für *Lycogala*, von BISBY (1914) für *Physarella* und *Stemonitis*, von TIMBERLAKE (1901) für *Hydrodictyon*[2]), von G. M. SMITH (1914, 1916 a. und b, 1918), für *Scenedesmus, Characium, Pediastrum* und *Tetraedron*, von KLEBAHN (1899) für *Sphaeroplea*, von DAVIS (1908) für *Derbesia*, von YAMANOUCHI (1912) für *Cutleria* usw.

Schon BÜSGEN (1882) hatte bei seiner Untersuchung der Aufteilung des Phycomyceten-Sporangiums bemerkt, daß dies in mancher Beziehung an die Kammerung gewisser vielkerniger Protoplasten bei den Blütenpflanzen erinnere. Freilich hatte er sich in sofern geirrt, als seine „transitorischen Körnerplatten" in Wirklichkeit Lücken zwischen den sich isolierenden Plasmaterritorien waren, die infolge von Kontraktionswirkungen und Entmischungen zustande kamen.

---

[1]) Bei *Mucor Mucedo* erfolgt die Aufteilung genau wie bei *Sporodinia* und *Phycomyces* nach HARPER und SWINGLE, so daß vielkernige Sporen übrig bleiben; bei *Mucor spinescens* geht der Prozeß bis zur Einkernigkeit der Sporen weiter.

[2]) TIMBERLAKE (1901, S. 498) macht die interessante Bemerkung: „In all cases ... in which cleaving is taking place the chromatin is collected into denser roughly elongated masses taking a deeper stain and connected by fine threads of linin". Die Kerne erinnern also wieder etwas an solche in „lebhaft funktionierenden Zellen".

Aber der Vergleich ist auch in neuerer Zeit noch wiederholt worden, so von GRIGGS (1909b, 1912) und KUSANO (1909b). Denn das „tertium comparationis“ liegt eben in der „Vielzellbildung“. Und ob zuvor noch eine besondere „Plasmaplatte“ sich anlegt, die erst durch Spaltung die Lücken ergibt oder nicht, fällt demgegenüber weniger ins Gewicht[1]. Gerade diese Ansammlungen von körnigem Cytoplasma sind aber ganz allgemein beschrieben worden für die Aufteilung der Embryosackwandbelege“. Ihre Bildung erinnert auffallend an die, welche bei der normalen Zellteilung der Blütenpflanzen stattfinden. Nur fehlt die unmittelbare Verknüpfung mit der Kernteilung. Die „sonnenförmigen Verbindungsfäden“ der Kerne dürften auch kausal betrachtet ähnlich den „Spindelfasern“ entstehen und hier wie da die Bahnen von Diffusionsströmen darstellen (vgl. Kap. 5 f.). In ihrer Mitte finden wir von einem bestimmten Augenblick an kleinere Körnchen, die an Masse und Umfang zunehmen und schließlich zu einer die Fäden quer durchsetzenden Platte verschmelzen (Fig. 111).

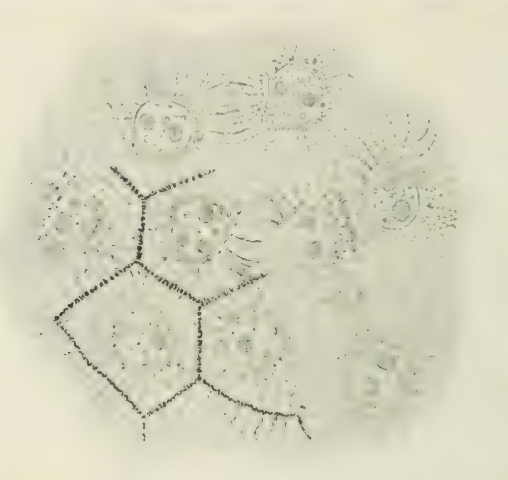


Fig. 111. *Agrimonia Eupatoria.* Teil aus dem Embryosackwandbeleg. Die Kammerung des Syncytiums in Einzelzellen beginnt. Vergr. 540. (Nach STRASBURGER.)

Phylogenetisch betrachtet scheint es sich entgegen der zunächst liegenden Ansicht bei dieser Form der „Vielzellbildung“ um einen alten Typus zu handeln. Wir finden ihn schon unmittelbar nach der Befruchtung zwischen den „freien Prothalliumkernen“ von *Welwitschia* (PEARSON 1909) und *Gnetum* (KARSTEN 1892, LOTSY 1899, THOMPSON 1916 usw.) sowie unter den Angiospermen gerade bei denjenigen Familien, die wir für die älteren ansehen. Die „succedane Kammerung“ des Embryosacks ist wohl jünger, denn sie ist in höherem Prozentsatz gerade bei den Sympetalen (SAMUELSSON 1913, PALM 1915). Jedoch zeigen uns die vergleichenden Studien von Frau JACOBSSON-STIASNY (1914) an, daß das Merkmal sich systematisch nur sehr bedingt verwerten läßt. Kommen doch in ein und derselben Familie beide Typen vor. HEGELMAIER (1885) beschreibt das bereits, und man lese auch die Angaben von LLOYD (1902) für die Rubiaceen, D. S. JOHNSON (1902) für die Piperaceen, GÄUMANN (1919) für die Saxifragaceen, STOLT (1921) für die Gentianaceen. Ferner vergleiche man die Literatur bei Frau JACOBSSON-STIASNY (1914) speziell für die Rafflesiaceen (S. 504), Crassulaceen (S. 514), und einzelne *Helobiae-* sowie *Pandanales*-Familien (S. 549 ff.). Ja selbst in ein und derselben Species

[1]) Ja bei *Rhodochytrium* soll diese nach GRIGGS (1912) tatsächlich vorhanden sein.

kann das der Fall sein (N. E. STEVENS 1919 für *Vaccinium corymbosum*). SUESSENGUTH (1920) sucht denn auch ausschließlich räumliche Momente dafür verantwortlich zu machen. In engen langen Embryosäcken würden succedane, in weiten simultane Zellteilungen vorherrschen. Nur weil die Sympetalen mehr auf die erstgenannte Weise gebaut sind, haben sie zumeist die Vielzellbildung verloren. Mit diesem „Schlüssel“ könnte man vielleicht auch solche Einzelbeobachtungen erklären, wie die von R. W. SMITH (1910) für *Eriocaulon*, bei dem zuerst die Kammerung in der schmalen Mikropylar- und Antipodenregion, erst später in der breiteren Mitte eintritt.

Man hat den Eindruck, in den „breiten“ Embryosäcken mit ihren rasch verlaufenden Kernteilungen wären anfangs noch zu wenig von den spezifischen für die Wandbildung nötigen Hormonen vorhanden. Ist aber die entsprechende „Konzentration“ einmal im Syncytium da, so kann mit einem Schlage das Versäumte nachgeholt werden. Dabei findet sich zunächst auf der freien Innenseite gegen die Embryosackhöhlung hin noch kein Wandverschluß. Dieser kann jedoch bald durch die Tätigkeit des Cytoplasmas gebildet werden, das an seiner freien Oberfläche Cellulose ausscheidet (s. z. B. BERTHOLD 1886, S. 213 für *Anthericum* und *Hosta*, TISCHLER 1900, S. 371 für *Corydalis* und sehr ausgesprochen für eine Anzahl von Palmen, so *Hyphaene*, *Maximiliana*, *Cocos*). Gerade die Celluloseabscheidung außerhalb des „Fadensystems“ ist von Interesse, da sie uns die sehr relative Bedeutung dieser „Ausfällungen“ klar aufzeigt. Und wir werden HABERLANDTS (1919, S. 341) skeptischen Bemerkungen über die Notwendigkeit plasmatischer Differenzierungen im Gegensatz zu den älteren Vorstellungen der Morphologen gewiß zustimmen.

Recht häufig bilden sich nicht soviel Wände aus, daß jede Zelle nur gerade einen Kern erhält: es bleiben dann mehrere Nuclei in eine eingeschlossen. Diese pflegen nun miteinander zu fusionieren (Kap. 8). In relativ seltenen Fällen dürften sich indes noch nachträglich Wände einschalten. Das ist von BERTHOLD (1886) bis zu Miß CHURCH (1916) immer wieder gelegentlich angegeben worden.

In gewissen, nur sehr kurze Zeit lebenden Endospermen, wie z. B. bei den Leguminosen, ist die Unregelmäßigkeit aufgefallen, mit der die Wandbildungen zwischen den Einzelkernen auftreten. BUSCALIONI (1898a) hat das eingehend für *Vicia Faba* beschrieben. Von Interesse ist dabei, daß nicht nur gelegentlich unvollständige Wände auftreten (Fig. 112), durch welche die Nachbarkerne sogar in Verbindung bleiben können, sondern selbst Zellwände gebildet werden, die ganz ohne jede Beziehung zu den vorhandenen Kernen zu sein scheinen (Fig. 113). Hier haben wir, was wir bei der echten „Cleavage“ oben nie sahen, selbst kernlose „Zellen“ resp. Abschnitte, die von Zellhaut eingeschlossen sind. Die „Wände“ erinnern uns hier fast an die „Cellulosebalken“, die wir als senile Phänomene oben (S. 164) kennen lernten. Es handelte sich dabei ja auch nur um ein ganz willkürliches Abgelagertwerden innerhalb des Cytoplasmas. Der senile Charakter des transitorischen Endosperms geht aus den nuclearen Erscheinungen hervor, die uns weiter unten (Kap. 7) noch näher beschäftigen sollen.

Ganz ähnliche Simultanteilung wie in den nach der Befruchtung zustande gekommenen Endospermen haben wir auch in den vor der Be-

fruchtung angelegten ♀ Prothallien der Gymnospermen und mancher Pteridophyten und ebenso ähnlichen Verschluß nach innen hin (s. besonders STRASBURGER 1880a, SOKOLOWA 1890, CAMPBELL 1905a). Variationen im einzelnen kommen dabei genugsam vor, denn der Zeitpunkt, in dem die Wände sich anlegen, ist ein sehr wechselnder. So haben *Pinus* (FERGUSON 1904) und *Araucaria* (BURLINGAME 1914)[1] gegen 2000 freie Nuclei[2]), *Welwitschia* (PEARSON 1909) 1024, *Ephedra distachya* (BERRIDGE und SANDAY 1907) ca. 1000, *Gnetum* (THOMPSON 1916) 512—256[3]), *Sequoia sempervirens* (LAWSON 1904a) ca. 500, die meisten anderen wie *Taxus* (JÄGER 1899, DUPLER 1917), *Ephedra helvetica* (JACCARD 1894) und *E. trifurca* (LAND 1909, THOMPSON 1916) 256. Bei *Selaginella apus* und *rupestris* wird nach Miß LYON (1901) das ganze Prothallium erst in eine Anzahl größerer Blocks aufgeteilt, die dann immer kleiner werden, bis



Fig. 112. *Vicia Faba.* Unvollständige Scheidewand im Endosperm, die zwei Nuclei der Nachbarzelle durch sie in Verbindung. (Nach BUSCALIONI.)

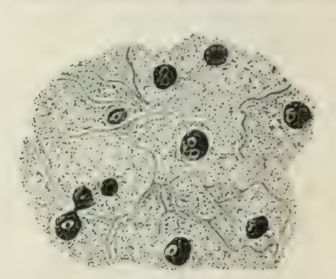


Fig. 113. *Vicia Faba.* Ganz unregelmäßige Wandbildungen im Endosperm, die in gar keiner Beziehung zu den Kernen zu stehen scheinen. (Nach BUSCALIONI.)

jeder selbständige Bezirk wieder einen Kern hat (das stimmt also ganz mit der Aufteilung bei der „Cleavage" überein!). Dagegen sah CAMPBELL (1902) für *Selaginella Kraussiana*, daß gleich von Anfang an sich die Wände zwischen je 2 Kernen anlegen.

In den Embryonen der Gymnospermen können gleichfalls anfangs „freie Kerne" vorhanden sein und darauf kann Vielzellbildung einsetzen. Bei den Cycadales und Gingkoales ist diese Zahl recht beträchtlich, nämlich 256, ja 1024 bei *Dioon* (CHAMBERLAIN 1910a) (s. COULTER und CHAMBERLAIN 1910a, S. 150 ff., 210 ff.). Bei *Taxus* (JÄGER 1899), *Cephalotaxus* (ARNOLDI 1900b, COKER 1907a) haben wir noch 16—32, ja manchmal selbst 64 Nuclei. Und ähnlich verhalten sich die Araucarineen (EAMES 1913, BURLINGAME

[1]) Für *Araucaria* meint gar BURLINGAME, daß im Prothallium-Wandbeleg zunächst einzelne Partien abgegrenzt werden, von denen jede, wie bei der „Cleavage" ihre eigene Plasmawand habe. Dann würden zwischen ihnen die ersten Wände abgeschieden. Nun erst sollen innerhalb jedes Blocks zwischen den Einzelkernen sich die „Fasern" ausspannen und in diesen sich die definitiven Zellbegrenzungen bilden. So könnten hier nacheinander die beiden Typen beobachtet werden.

[2]) COULTER und CHAMBERLAIN (1910, S. 260) lassen die Zahl ganz variabel sein.

[3]) Hier freilich erst nach erfolgter Befruchtung.

1915) und Podocarpineen (COKER 1902, STILES 1912, SINNOTT 1913). Meistens sind 8 Kerne bei den Coniferen vorhanden, die sich in bekannter Weise am „Innenende" der Eizelle gruppieren[1]). Nur 4 Nuclei finden sich dagegen bei *Torreya californica* nach Miß ROBERTSON 1904b und *Torreya taxifolia* nach COULTER und LAND 1905, bei *Callitris*, *Widdringtonia* und *Actinostrobus* nach SAXTON (1910a, b, 1913a)[2]). Endlich folgt bei den Gnetaceen (LOTSY 1899, PEARSON 1909, THOMPSON 1916) usw. ebenso wie bei *Sequoia* (LAWSON 1904a) der ersten Kernteilung auch gleich die Wandbildung nach, so daß überhaupt keine freien Kerne sich vorfinden.

Aber phylogenetisch lassen sich diese Daten doch nur sehr „cum grano salis" verwerten, denn wir lesen z. B. auch einmal für *Pinus* bei CHAMBERLAIN (1899, S. 277), daß hier anstatt der 8 freien Kerne zuweilen gleich Zellteilungen einsetzen konnten. Und so wurde ein „somewhat spherical embryo . . near the center of the oosphere" gebildet.

Interessant ist ferner die gelegentliche Verteilung der freien Kernteilung auf zwei Phasen, wie sie nach CHAMBERLAIN (1916) bei der Zygote von *Stangeria paradoxa* und ähnlich, wenn auch nicht so ausgesprochen, bei *Ephedra* (LAND 1907) vorkommt. Weitere Differenzen beobachtet man noch in dem Grade der Aufteilung der befruchteten Eizelle. Es ist die Regel, daß nur der innere Teil des Eis bei der Embryobildung Verwendung findet, aber selbst innerhalb einer so einheitlichen Gruppe, wie sie die Cycadeen darstellen, variiert das beträchtlich. Denn bei *Cycas* und *Macrozamia* wird die Eizelle total aufgeteilt, während *Zamia* und *Ceratozamia* nur am „Eiboden" Zellteilung haben (s. CHAMBERLAIN 1912b). Ähnlich wie *Cycas* verhält sich aber auch *Torreya* (COULTER und LAND 1905).

Eine Simultanteilung der Zellen, wenngleich konstant nur in 4, haben wir bei der Teilung vieler Sporenmutterzellen. Und auch hier ist es charakteristisch, daß sie erst beginnt, nachdem die Kerne wieder in „Ruhe" gekommen und die sie verbindenden „Spindelfasern" nahezu oder ganz verschwunden sind. Freilich sehen wir, daß meist die junge Zellplatte zum mindesten in dem Raume sich anlegt, in dem soeben noch die fädigen Differenzierungen zu sehen waren; und in vielen Fällen haben wir direkt den gewohnten Typus der höheren Pflanzen, wonach auf jede Kernteilung unmittelbar eine Zellteilung folgt. Uns interessieren aber hier gerade die anderen Beispiele, bei denen die relative Unabhängigkeit von beidem noch stärker in die Augen tritt. Es ist mir nicht im geringsten zweifelhaft, daß diese den ursprünglichen Typus darstellen und die anderen den abgeleiteten; denn wir wollen auch wieder an das denken, was wir eben noch für die Embryosackwandbelege in phylogenetischer Hinsicht ausführten.

---

[1]) Siehe besonders für diese Gruppe die genaue Beschreibung von KILDAHL (1907). Wir erfahren hier, wie vor allem die senkrecht stehenden Wände nicht innerhalb der Kernspindeln, sondern in „Verbindungsfäden" ahnlich denen des Prothallium entstehen. Um die Kerne bilden sich nämlich allseitig die gleichen „Fasersysteme", wie dort vor der Kammerung, aus.

[2]) Dagegen haben wir bei *Callitris quadrivalvis* (SAXTON 1913b) den „Normaltyp" mit 8 Kernen.

Diese Simultanteilung entdeckte bereits v. MOHL 1839 (s. 1845 a) für *Anthoceros* und sie ist seitdem für Bryophyten, Pteridophyten, Blütenpflanzen, aber ebenso auch für die Algen, immer wieder und wieder beschrieben worden. Gerade die „gelappten" Zellformen, wie wir sie von Florideen (Fig. 114) und Moosen (Fig. 115), in erster Linie den Jungermanniaceen, aber auch von Laubmoosen, z. B. *Catharinaea*

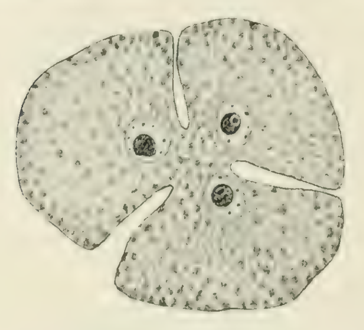


Fig. 114. *Delesseria sanguinea.* Sporentetrade nach vollendeter Kernteilung; die Zellteilung noch nicht vollendet. Vergr. ca. 600. (Nach SVEDELIUS.)



Fig. 115. *Pallavicinia Lyellii.* Sporenmutterzelle in den Vorstadien der Teilung; sehr starke Lappung der Zelle. (Nach A. C. MOORE.)

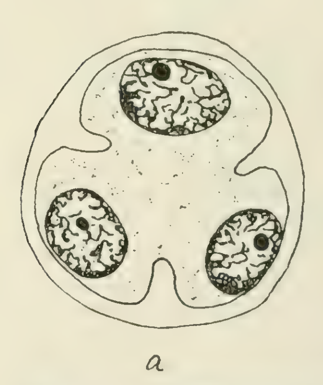




Fig. 116. *Chrysanthemum spec.* Pollentetrade nach vollendeter Kernteilung. Sehr starke Einschnürung der Zelle von außen her. Vergr. 1500. (Nach TAHARA.)

nach CH. E. ALLEN 1916, her kennen, weisen auf das Abweichende der Zellbildung hier hin. Von besonderem Interesse ist es, daß selbst bei den Pollenmutterzellen der Blütenpflanzen sich ähnlich geformte Zellen finden. GUIGNARD (1897) und ANDREWS (1901) beschrieben solche schon vor langer Zeit für *Magnolia*; SAMUELSSON (1914) sah für Anonaceen, TAHARA (1914, 1915 a, 1921) für *Chrysanthemum*, daß „the new partition cell-walls appear in the form of protuberances in the inner surface of the cell-wall of the pollen-mother-cells. These protuberances proceed centripetally and constrict the pollen-mother-cell into four equal portions" (Fig. 116). SAXTON (1913 b) für *Callitris*, LEVINE (1916) für *Drosera* richteten gleich-

falls das allgemeine Augenmerk auf solchen Zellteilungsmodus. Aber erst C. H. FARR (1916, 1918) und W. K. FARR (1920) haben für eine größere Reihe von Pflanzen exakt gezeigt, daß in der Tat weit allgemeiner, als man das denken sollte, die „Plasmaplatten" in dem Raum der alten Spindelfasern oder in den „Verbindungsfäden" nur von sekundärer Bedeutung bei der Zelltrennung sind. Freilich dürfen wir nun auch nicht in den Fehler verfallen, daß wir die centripetal fortschreitende Aufteilung der Pollenmutterzelle als den alleinigen Modus ansehen. (Das bestreitet z. B. sehr energisch YAMAHA 1920 für *Psilotum*)[1]. Gleich die Tatsache, die wir bereits streiften, daß ja doch auch der „normale Zellteilungstyp" der Blütenpflanzen existiert, wird uns vorsichtig machen. Dieser aber ist in den verschiedensten Abteilungen des Pflanzenreiches beschrieben worden. *Catharinaea* unter den Moosen (trotz der gelappten Sporenmutterzellen!) nach CH. E. ALLEN (1916), *Jsoetes* unter den Pteridophyten (STRASBURGER 1880a, R. W. SMITH 1900a, EKSTRAND 1920)[2], die Cycadeen unter den Gymnospermen (JURÁNYI 1872, 1882a, GUIGNARD 1889c), aber auch *Taxus canadensis* nach DUPLER (1917), zahlreiche Ranales im erweiterten Sinne nach den Vorschlägen von PFITZER (1894, S. 19—20) und R. v. WETTSTEIN (1911, S. 546 ff.): *Ceratophyllum* (STRASBURGER 1902a), *Cabomba* (SUESSENGUTH 1920), *Rafflesia* (A. ERNST und E. SCHMID 1913, Lauraceen (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1917), Anonaceen (OES 1914), Aristolochiaceen (SAMUELSSON 1914, TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918), ferner Proteaceen (BALLANTINE 1909) sowie einige Apocynaceen und Asclepiadaceen (STRASBURGER 1901b, FRYE 1901, 1902, DOP 1902, GAGER 1902, FRYE und BLODGETT 1905, C. H. FARR 1916 usw.) verhalten sich so. Vor allem aber finden wir diesen „succedanen Typus" bei dem Gros der Monocotylen, so daß wir ihn direkt als „Monocotylen-Typus" zu bezeichnen pflegen. TÄCKHOLM und SÖDERBERG (1917, 1918) und SUESSENGUTH (1920) haben uns schöne Zusammenstellungen gegeben, und wir erkennen daraus, daß er zwar nicht so absolut vorhanden ist, wie man zuweilen dachte, aber doch recht weit verbreitet. Der Simultan-Typus findet sich aber bei manchen Liliaceen (STRASBURGER 1880a, TANGL 1882, JUEL 1897a, FULLMER 1899, GUIGNARD 1915a, TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918, AFZELIUS 1918, SUESSENGUTH 1920), Juncaceen (TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1917, SUESSENGUTH 1920), Iridaceen (MIYAKE 1905a, GUIGNARD 1915b), Dioscoreaceen (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1917, SUESSENGUTH 1920), Taccaceen (PALM 1920), Palmen (SÖDERBERG 1919, SUESSENGUTH 1920, PALM 1920), Orchideen (GUIGNARD 1882b, 1897, PACL 1909, HEUSSER 1915, SUESSENGUTH 1920, PALM 1920), *Aponogeton* (SUESSENGUTH 1920), endlich bei Cyperaceen (JUEL 1900b, SUESSENGUTH 1920), bei denen ja aber sogleich dann 3 von den 4 Tetradenkernen degenerieren.

Gerade die Monocotylen zeigen also, daß in einer und derselben Familie beide Typen nebeneinander vorkommen können, und Gleiches finden wir bei den „Ausnahmen" unter den Dicotylen. Wir werden uns also davor hüten müssen, weitergehende phylogenetische Schlüsse für den

[1]) Bei *Ophioglossum reticulatum* sollen nach BURLINGAME (1907) beide Typen vorhanden sein können.

[2]) Allein auch YAMAHA bemerkt, daß der deutlich zentrifugal fortschreitenden Aufteilung des Protoplasten eine leichte Einschnürung von der Außenwand her entgegenkommt.

Einzelfall zu ziehen. Nur ist die Tatsache nicht von der Hand zu weisen, daß eben in bestimmten Pflanzenfamilien der „Succedan“-Typ besonders leicht vorkommt.

Ältere, wenngleich wohl kaum verifizierte Angaben W. HOFMEISTERS, die wir nicht in unser Verzeichnis aufgenommen haben, besagen uns, daß sogar bei ein und derselben Spezies beide Typen existieren können. Und noch neuerdings gibt LEVINE (1916) das für *Drosera rotundifolia* an.

Auch zeigt die Anlage einer „transitorischen“ Zellplatte, die meist am Ende der ersten Kernteilung sich in der Sporen- resp. Pollenzelle einfindet, an, daß die Differenzen zwischen den beiden Zellteilungen meist weniger ausgeprägt sind, als es den Anschein hat. Im übrigen wolle man noch unsere schematischen Bilder in Fig. 117 und 118 (s. STRASBURGER 1913) ansehen, die uns den vorübergehenden Gegensatz bei der Zellbildung, wie das gleiche Endstadium demonstrieren. Nur ist auch noch darin zum Ausdruck gebracht, daß die definitive Anordnung der 4 Tetradenzellen auf zweierlei Weise vor sich gehen kann.

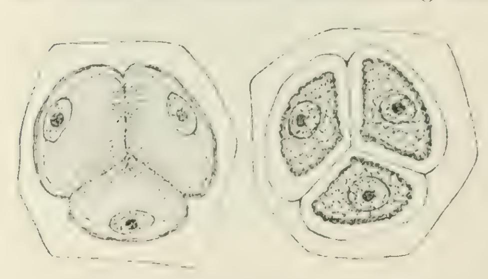


Fig. 117. „Dikotylen-Typus“ der Pollenkorn-Teilung (schematisch). (Nach STRASBURGER.)

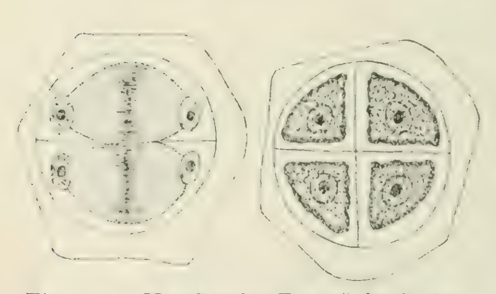


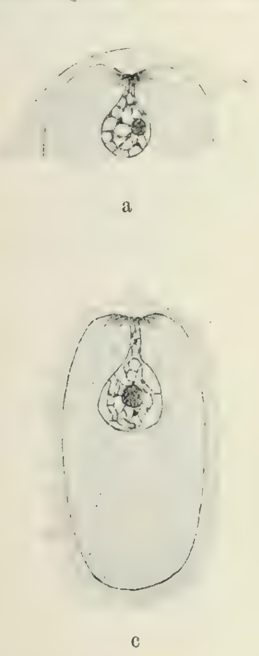
Fig. 118. „Monokotylen-Typus“ der Pollenkorn-Teilung (schematisch). (Nach STRASBURGER.)

Über die Teilungen in den Embryosack-Mutterzellen und die hier vorkommenden „transitorischen Zellplatten“ werden wir an anderer Stelle zu sprechen haben (s. Kap. 4e und 9b). Hier sei schon gesagt, daß eine Simultanteilung im allgemeinen nicht vorkommt. Wenn die Wände nach einer Teilung einmal ausgeblieben sind, werden sie nicht oder doch in anderer Weise nachgeholt.

Simultanteilung in vegetativen Zellen der höheren Pflanzen kommt nur ganz ausnahmsweise einmal vor. Solches beschrieb z. B. Mrs. SYKES-THODAY (1911, S. 662) für die jungen Haustorialzellen von *Cuscuta*, die anfangs 2—5kernig sind und später aufgeteilt werden. Und ähnlich hatte bereits 1902 BLAZEK für narkotisierte *Pisum*wurzeln gesehen, daß hier die zunächst unterbliebene Ausbildung der Zellwände nachgeholt werden kann. Der Verlauf war dabei genau so unregelmäßig, wie wir das oben (S. 201) von dem *Vicia*-Endosperm hörten.

Bisher wurde bei einer Simultan-Teilung in mehrere Zellen das Gesamtcytoplasma auf die Einzelzellen verteilt, nur bei der „Cleavage“ gewisser Thallophyten sahen wir, daß bestimmte sehr geringe Partien übrig blieben und bei den Gymnospermen-Embryonen konnte ein größerer Teil unverbraucht zurückbleiben (s. S. 203). Wenn wir uns jetzt den Beispielen mit „freier Zellteilung“ zuwenden, so werden wir uns an

diese erinnern. Sie sind zunächst nur graduell von den ersteren geschieden, aber der weitere Abstand, in dem die junge Wand von der alten Wand angelegt wird, gibt uns das Recht, hier von einem besonderen Typ zu sprechen. Es müssen also größere Mengen von Cytoplasma zurückbleiben, die nun als „Epi-“ oder „Periplasma“ rein trophisch verbraucht werden. Die Beteiligung des Kernes an der Zellteilung und Wandbildung ist hier besonders klar zu sehen und vor allem seit HARPERS (1895a, 1897, 1905) klassischen Untersuchungen an Ascomyceten oft beschrieben worden. Im Normalfalle werden im jungen Ascus durch 3 aufeinanderfolgende Kernteilungsschritte 8 Nuclei gebildet, und diese



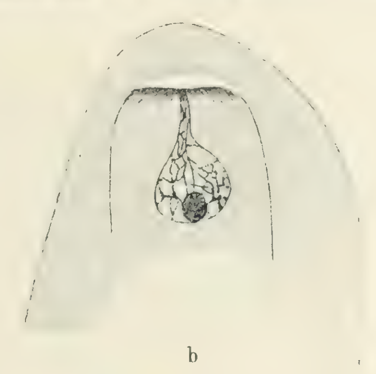


Fig. 119. *Erysiphe communis.* Ascosporenbildung. a Kern in Verbindung mit dem Centrosom, von dem die Zellwandbildung ausgeht. b die Sporenabgrenzung schreitet weiter fort. Grenzschicht in der Nähe des Centrosoms vom Ascus-„Periplasma“ zurückgezogen. c Sporenabgrenzung fertig, aber Kern-„schnabel“ und Centrosomstrahlung noch vorhanden. (Nach HARPER.)

verteilen sich in der Zelle in einem für sie charakteristischen Abstande. Darauf sehen wir, wie die nach dem Centrosom zu liegende Seite eines jeden Kernes (Fig. 119) schnabelförmig ausgezogen und dadurch eine Verbindung zwischen beiden Organen hergestellt wird (s. oben S. 153). Kurze Zeit darnach sieht man im umgebenden Cytoplasma sonderbare „Strahlungen“ auftreten, die mit den Strahlen eines Springbrunnens verglichen verden können und vielleicht die Bahn von Diffusionsströmen darstellen. Wahrscheinlich ist letzthin der Kern Erreger dieser Strukturen. Wenn FRASER und WELSFORD (1908, S. 475) nur das Centrosom als Sitz von „fermentive activities“ bezeichnen, so haben sie die sonderbare Kernumwandlung ganz außer Betracht gelassen. HARPER schildert dann näher (1897, S. 264 ff.), wie durch die Strahlungen eine Art „Glocke“ oder ein halbes Ellipsoid abgegrenzt wird. An dem Rande dieses Gebildes „stellen die Radien noch freie Fasern dar, die scheinbar immer langsamer in der Richtung fortwachsen, welche der Peripherie des angefangenen Ellipsoids entspricht.“ Sie treffen schließlich in einem dem Centrosom genau gegenüberliegenden Punkt zusammen, um hier zu ver-

schmelzen. Nun wird an der Oberfläche dieses Ellipsoids Zellwand abgeschieden und die junge Spore ist fertig (Fig. 119c). Diese Beschreibung ist auch von anderen Forschern durchaus bestätigt worden, so von Guilliermond (1904 b. c., 1905 a. 1913 etc.), Maire (1905 b), J. B. Overton (1906), Sands (1907), Fraser (1907 b) und ihrer Schule: Fr. und Chambers (1907), Fr. und Welsford (1908), Fr. und Brooks (1909), Jolivette (1910) usw. Andere Autoren wie Bezssonoff (1914) geben zwar die erste Begrenzung der Sporen im Harperschen Sinne zu, lassen aber die definitive Wandung erst innerhalb der Prospore entstehen. Die Vorstellung von Faull (1905, 1911, 1912), daß die „Asterstrahlen" bei den Ascosporen ganz innerhalb der Spore zu liegen kommen und sich direkt nicht an der Wandbildung beteiligen, ist außer von W. H. Brown (1911 b) für *Lachnea*, soweit ich sehe, nirgends akzeptiert, wenn auch die Frasersche Schule (s. z. B. Fraser u. Brooks 1909 S. 546) ihr an sich sympathisch gegenüber zu stehen scheint. Darnach könnte der für die Spore abgegrenzte Raum unabhängig von den Strahlen als eine Art „Vakuole" präexistieren. Durch die Tätigkeit des Centrosoms sollen dann „new tensions in the ascus" auftreten und dadurch die Spaltungslinien bedingt sein. Die seitlichen Fusionen der Asterstrahlen zur Zellwand, die Harper beschreibt, erscheinen ihnen wie Faull zum mindesten unsicher[1]).

Mag dem sein, wie ihm wolle. Das für uns Wichtigste, die Beteiligung des Zellkerns an dem ganzen Vorgang der „freien Zellbildung", ist ja wohl völlig gesichert. Dafür spricht auch ein Studium der seltenen Fälle, in denen gleich mehrere Kerne in eine Spore eingeschlossen werden, wie es nach Dixon (1899) bei *Tuber aestivum*, nach Wolf (1912) bei *Podospora anserina* der Fall ist. Hier zeigt dann nämlich nur ein Kern die charakteristischen Veränderungen und dieser eine ist an der Wandbildung allein direkt beteiligt.

Sind die Sporen fertig gebildet, formt sich in allen Fällen der Nucleus wieder zur Norm um und begibt sich vom Centrosom weg in die Mitte der jungen Spore. Eine derartige offensichtliche Beteiligung des Kernes ist in den sonst noch beschriebenen Fällen von freier Zellbildung nicht wahrzunehmen. Selbstverständlich dürfen wir daraus nicht etwa schließen, daß sie völlig fehlt.

Im jungen Oogon der Phycomyceten sondert sich entweder eine Eizelle (wie bei den Peronosporaceen) oder deren mehrere (wie bei den Saprolegniaceen) von dem sie umgebenden Periplasma ab. Claussen (1908, S. 151, hier auch die hauptsächl. Literatur), der ausdrücklich nach Beziehungen zum Verhalten der Ascomyceten suchte, muß aber gestehen, daß seine Bemühungen gänzlich negativ blieben. Die Veränderungen der Kernform hängen hier höchstens mit dem Auftreten eines „Coenocentrums" zusammen (s. a. unten Kap. 8).

Daß freie Zellbildung um einen Kern auch einmal innerhalb einer Zelle vorkommen kann, während sich die übrigen Nuclei anders verhalten, scheinen die Beobachtungen von O. T. Wilson (1920, S. 56) bei der Zoosporenbildung von *Urophlyctis alfalfae* zu zeigen. Hier übertrifft

[1]) Die freie Zellbildung, die H. P. Kuyper (1905) im Perithecium von *Monascus* beschreibt, ist sicher unrichtig. Dieser Pilz folgt vielmehr ganz dem typischen Ascomyceten-Schema (s. Schikorra 1909).

meist ein Kern die übrigen an Größe und Entwicklung, ein dichteres Plasma grenzt sich um ihn ab und eine Sporenwand legt sich darum; der restierende Plasmakörper wird dann auf dem gewohnten Wege der „Cleavage“ aufgeteilt.

Im großen und ganzen ist jedenfalls die freie Zellbildung sehr selten. Seinerzeit hatte SCHLEIDEN (1838) noch gemeint, sie sei der Haupttypus, nach dem Zellen sich bilden. Das hat sich jedoch als ganz irrig herausgestellt, und vor allem ist die Art und Weise, wie er sich die Zellbildung im einzelnen dachte, nirgends verwirklicht. Denn nach ihm sollten ja die Kerne überhaupt nicht in irgend einer Form persistieren, sondern aus dem Cytoplasma heraus sich jedesmal neu bilden (vgl. oben S. 2).

Für vegetative Zellen von Thallophyten ist mir z. B. nur ein einziger sicherer Fall bekannt geworden, und auch er ist nur unter ganz besonderen Bedingungen realisiert. HORN (1904) beobachtete nämlich, daß der sonst stets „acelluläre“ Thallus von *Achlya polyandra* bei Verunreinigungen des Kulturwassers durch „oligodynamisch“ wirkende Faktoren, wie besonders nach Hereinwerfen von Geldmünzen, sich zu kammern begann. Innerhalb einer Hyphe fanden sich bald in regelmäßigen, bald in unregelmäßigen Abständen „Querwände“ ein. Diese konnten entweder die ganze Hyphe durchqueren oder polygonal aneinander stoßen. In fast jeder Zelle befanden sich einzelne Kerne, trotzdem waren die Zellen nicht wachstumsfähig. Und die neugebildeten Wände besaßen auch eine andere chemische Zusammensetzung als die Außenwände, sie schienen nämlich aus reinen Pectinverbindungen zu bestehen. Weil die neuen Membranen sich ohne Zusammenhang mit der Außenwand ausbilden konnten, hat HORN seinen Befund mit Recht unter die „freie Zellbildung“ rubriziert (Fig. 120).



Fig. 120. *Achlya polyandra.* „Kammerung“ des Zellfadens infolge von Einwirkung „oligodynamisch wirkenden Wassers“. (Nach HORN.)

Bei den Blütenpflanzen sind die Fälle dieses Zellteilungstypus gleichfalls sehr selten. Zunächst werden wir an die Bildung der Eizelle, der Synergiden und der Antipoden im normalen Angiospermen-Embryosack denken, bei der ja tatsächlich das Kriterium der Selbständigkeit der neuen Membranen und die nicht restlose Aufteilung des Gesamtprotoplasten zutreffen (siehe so klassifiziert bei TIMBERLAKE 1900, S. 166 u. FITTING 1919). DE VRIES (1889) wollte zwar nicht so einordnen, da die neuen Membranen doch wenigstens an einer Seite den alten ansetzen. Und zuzugeben ist ihm, daß zum mindesten der Typ der freien Zellbildung hier nicht rein hervortritt. Gerade der zitierte Fall aber, wie der bei manchen „männlichen Zellen“ im Pollenkorn (HUTCHINSON 1914, 1915 a, 1917) leitet zu dem Normaltypus der Blütenpflanzen über. Verschieden von ihm ist jedoch, daß die Zellabgrenzung „does not originate from a cell plate, but from the fibers after they have surrounded the generative nucleus. One is reminded of the formation of the plasma membrane about the ascospore of *Phyllactinia* as described bei HARPER“ (HUTCHINSON 1914). Die „Fasern“ rücken immer weiter um den Kern

herum, bis er wie in einer Hohlkugel liegt. So auch werden wir hören, daß neuerdings (BEER u. ARBER 1919, BAILEY 1919, 1920 a, b) andere Fälle beschrieben sind, in denen sich ähnliches zeigt. Und wenn wir auf sie jetzt nicht näher eingehen, sondern sie erst im Anschluß an die Kernteilung (Kap. 5 g) besprechen wollen, so ist der einzige Grund der, daß die „Fasern" sich in unmittelbarem Zusammenhang mit den während der Kernteilung auftretenden „Spindelfasern" ausbilden, während sie bei „freier Zellteilung" durch einen, wenn auch kleinen, Zeitraum getrennt von ihnen sind. Kausal ist die Entstehung aber wohl nicht anders zu beurteilen, und wir sind uns bewußt, hier „schematisch" zu sondern. Andererseits verknüpfen diese Fälle doch auch wieder die beiden zunächst so verschieden aussehenden Typen miteinander.

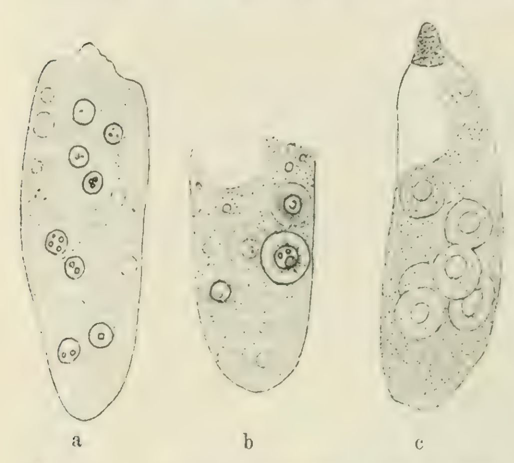


Fig. 121. *Ephedra altissima.* Eizellen nach der Befruchtung. a mehrere freie Kerne. b um einzelne bilden sich in bestimmter Entfernung Zellwände aus. c die jungen Zellen sind fertig abgegrenzt. Vergr. 95. (Nach STRASBURGER.)

Schon bei *Gnetum* (THOMPSON 1916) haben wir einen Fall, bei dem sich ähnlich den Angiospermen die Eizelle durch eine Art freier Zellbildung formiert. Die Gnetaceen sind aber seit langem noch aus einem anderen Grunde hier zu nennen, da STRASBURGER (1872, 1875, 1879 a) bekanntlich für *Ephedra* während der Bildung des Embryo einen absolut „typischen" Fall dafür aufdeckte (Fig. 121). Die Zygotenkerne sind zunächst frei, wie bei anderen Gymnospermen auch, aber sie begeben sich dann nicht ans Innenende der Zelle, sondern bleiben unregelmäßig verteilt (a). Darauf bilden sich kleine faserige Ausfällungen rund um sie aus (b)[1]), und schließlich legt sich an den Enden dieser eine kugelförmige Membran herum. Es werden hier bei *Ephedra altissima* eine Anzahl von Plasmapartien aus der Zelle ausgeschnitten und jede so entstandene Zelle wächst dann zu einem schlauchförmigen „Proembryo" aus. LAND (1907) schildert das für *Eph. trifurca* folgendermaßen: „Cleavage cracks appear, starting presumably at the equatorial region of the last spindle, although all trace of a spindle has disappeared before cleavage is apparent... The cleavage cracks, following the feebly definied wall or cytoplasmic thickening, continue until they meet around the nucleus curving out a more or less irregular mass of cytoplasm for each nucleus". Nicht die Tatsache des Übrigbleibens von „Epiplasma" also, sondern nur die Verteilung dieses Plasmas unterscheidet diese *Ephedra*-Spezies so scharf von den übrigen Gymnospermen. Dagegen begeben sich bei *Eph. distachya* nach BERRIDGE u. SANDAY (1907) die Kerne

[1]) Man erinnere sich aber daran, daß diese „sonnenförmigen" Fasern auch sonst schon vorkommen (vgl. S. 203, Anm. 1).

in den Basalteil, und umgeben sich hier in entsprechender Entfernung mit Cellulose. Der Gegensatz wird also selbst innerhalb dieser Gattung in etwas überbrückt[1]).

Und ganz ähnlich dürfen wir auch einen Fall bewerten, den LAWSON (1904 b) für die Prothalliumbildung von *Cryptomeria japonica* beschreibt. Anfangs geht hier alles in üblicher Weise vor sich. Man beobachtet freie Kernteilung und nach deren Aufhören das Auftreten von „extremely delicate walls" zwischen den Nuclei. Aber diese verschwinden wieder. Die Kerne teilen sich weiter, und in einem bestimmten Augenblick zeigen sich deutlich die „phragmoplastischen" Verbindungsfasern (vgl. Kap. 5 e—g). Sie wachsen aber wie bei den eben von HUTCHINSON und BAILEY beschriebenen Fällen rund um den Kern herum. So bilden sich Zonen aus, in denen die beiden Tochterkerne zusammen mit der von „Fasern" durchzogenen Zone eine neue „Einheit" eingezirkelt haben. Hunderte von zweikernigen Zellen treten dann auf, da sich um jede Einheit ähnlich wie bei *Ephedra* eine Cellulosemembran ausscheidet. Die Zellen wachsen noch etwas, bis sie sich gegenseitig berühren, aneinander abplatten und nun den Anblick eines normal gekammerten Prothalliums gewähren. Von irgend einem anderen Autor ist diese Beobachtung bislang nicht bestätigt worden.

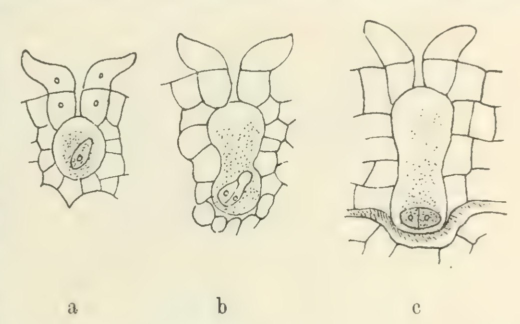


Fig. 122. *Selaginella Galeottei*. a reifes Archegon, in seiner Bauchzelle der junge Embryo mit dem Periplasma. b und c desgl.; die Bauchzelle schlauchähnlich erweitert, der Embryo bereits zweigeteilt. Vergr. 228. (Nach BRUCHMANN.)

Sonst kenne ich nur noch einen Fall von freier Zellbildung. Dieser findet sich bei der Embryoentwicklung von *Selaginella*. BRUCHMANN (1919) beschreibt für *S. Galeottei*, *S. Kraussiana* und *S. Poulteri*, wie sich innerhalb eines „Embryonalschlauches", der sich hier als Ersatz für den fehlenden Suspensor entwickelt, der Embryo „nur aus einem Teile des Eiplasmas und dem Eikern" ausbildet. Der anfangs „einzellige, verhältnismäßig kleine Embryo" liegt dann „in dem scheinbar überflüssigen Plasma wie in einer Wolke eingebettet" (Fig. 122). Die freie Zellbildung hat sich also sicher polyphyletisch auf den verschiedensten Stufen der Entwicklung des Pflanzenreiches eingestellt.

Wir haben im vorstehenden Abschnitte noch nicht die Gesetzmäßigkeiten besprochen, welche bezüglich der gegenseitigen Lage der jungen Zellwände zu erkennen sind. Wir wollen das nachholen, wenn wir in einem späteren Kapitel (Kap. 5 g) diejenige Zellteilung kennen gelernt haben, die sich im engen Anschluß an die Kernteilungen vollzieht.

[1]) Bei *Gingko*, für den STRASBURGER (1879 a) wie Miß LYON (1904) „freie Zellbildung" in der Zygote angeben, teilt sich der genannte Protoplast simultan in eine Anzahl von Zellen, so daß ich hier nichts weiter als „Vielzellbildung" sehen kann.

e) Die Mehrkernigkeit der Zellen

Inhalt: „Acelluläre Pflanzen" und ihre gelegentliche Teilung in Einzelzellen. Hervorrufen von Mehrkernigkeit in sonst einkernigen Zellen durch Außen- und Innen-Faktoren. „Phylogenetisch bedingte" Mehrkernigkeit. Die Embryosacktypen der Angiospermen, Mehrkernigkeit bei Gymnospermen-Prothallien usw. Ein- und mehrkernige Zellen bei Thallophyten. „Konjugierte" Kerne. Lage der Nuclei in mehrkernigen Zellen. Herstellung der Mehrkernigkeit infolge sekundärer Auflösung der Zellwände. Plasmodiumbildungen.

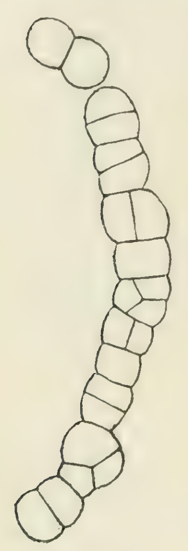


Fig. 123. *Hormidium nitens.* Ein Fadenstück in Congorotlösung. Vergr. 1000. (Nach G. KLEBS.)

Wir haben schon des öfteren in unseren Ausführungen gesehen, daß Zellen nicht ein- sondern mehrkernig sind, und wir wollen uns nun mit dieser Erscheinung im Zusammenhang beschäftigen.

Im Extrem kann jede Zellwandbildung im ganzen Organismus unterdrückt sein; dann sprechen wir von „acellulären", oder mit dem SACHSschen Ausdruck (s. oben S. 107) von „polyenergiden" Pflanzen. Das ist der normale Fall bei Siphonalen und Phycomyceten und das ist hier seit SCHMITZs (1879 a, b, c, 1880a) und BERTHOLDs (1881) ersten Beschreibungen immer wieder bestätigt worden[1]).

Aber selbst hier ist der Gegensatz gegen das gewohnte Verhalten kein absoluter. Einmal hörten wir oben schon (S. 197), daß bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane sich Wände anlegen, dann aber wurde auch experimentell gezeigt, daß unter bestimmten Versuchsbedingungen eine Kammerung in Einzelzellen eintritt. G. KLEBS (1896) erreichte das z. B. für *Mucor racemosus* durch Verbringen des Mycels in hochkonzentrierte Lösungen von Zucker, Glycerin, KNO_3, $NaNO_3$ usw., und er ist der Ansicht, daß neben der Konzentration der Nährlösung auch der Sauerstoffmangel daran schuld ist. Und HORN (1904) vermochte sogar, wie wir hörten (S. 209) bei *Achlya polyandra* „freie Zellbildung" durch oligodynamische Wirkungen hervorzurufen. Ebenso können reine Zellfäden infolge äußerer Einflüsse veranlaßt werden, durch Einfügung anders gestellter Wände, in Flächenwachstum überzugehen (G. KLEBS 1896, s. Fig. 123).

Gelegentlich mögen solche Abweichungen von der Norm auch in freier Natur vorkommen. So lesen wir bei BENNETT (1892), daß er einmal septierte Vaucherien gefunden habe. Doch verliefen die Scheide-

---

[1]) Von historischem Interesse ist es vielleicht, daß schon PRINGSHEIM (1860, S. 230) für *Leptomitus lacteus* mehrkernige Zellen beschrieb. Doch dürfte es sich hier nicht um Kerne, sondern um die später von ihm als „Cellulinkörner" erkannten Reservestoffe (1883, S. 69) gehandelt haben. Dagegen hat der gleiche Autor wohl auch einen echten Fall von Mehrkernigkeit gesehen. Er fand nämlich einmal abnormer Weise Mehrkernigkeit bei den Zellen eines auskeimenden *Spirogyra*-Fadens. Die alten Angaben MEYENS (1837, S. 208) über Mehrkernigkeit in besonders langgestreckten Zellen waren bereits von ENDLICHER und UNGER (1843, S. 23) sowie von NÄGELI (1844, S. 62) so scharf bekämpft worden, daß sie ganz ohne Bedeutung für die Entwicklung der Zellenlehre geblieben waren.

wände meist schräg und waren eigenartig dick und gelatinös. Auch sei auf die „Pseudosepten“ für *Blastocladia strangulata* hingewiesen, die BARRETT (1912 b) beschrieb. Sie kammern die Zelle im Grunde aber nur so, wie ein älteres „Zäpfchenrhizoid“ einer *Marchantia* durch die vorwachsenden Septen in zahlreiche Einzelabschnitte zerlegt wird.

Umgekehrt kann man auch typisch einkernige Zellen veranlassen, unter bestimmten Bedingungen mehrkernig zu werden. Berühmt geworden ist hier vor allem *Basidiobolus ranarum*. RACIBORSKI (1896) erreichte z. B. durch Erhöhung der Temperatur in bestimmt konzentrierter Nährlösung (10 g Wittepepton, 10 g Glukose, 0,5 g K_2HPO_4, 0,25 g $MgSO_4$, 0,25 g $CaCl_2$), daß die Zellen unförmlich anschwollen und entweder sich kammerten (Fig. 124 a) oder sich nicht mehr durch Wände

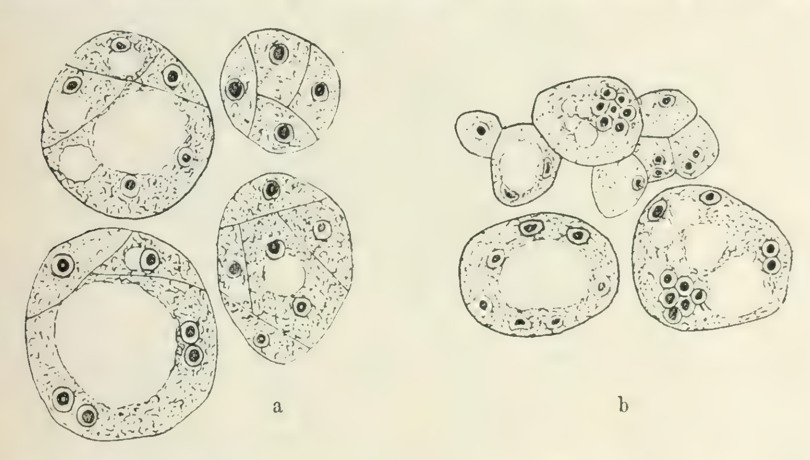


Fig. 124. ***Basidiobolus ranarum.*** **Abnormales Wachstum des Mycels. a mit Kammerung in Einzelzellen. b ohne solche, so daß mehrkernige Zellen entstehen. (Nach RACIBORSKI.)**

zu teilen vermochten. Bis zu 20 Kernen konnten so schließlich in einer Zelle auftreten (Fig. 124 b). Diese lagerten sich sowohl dicht aneinander oder stellten sich auch in bestimmtem Abstande in der Zelle auf. Ein längeres Leben hatten freilich diese Zellen nicht. Es handelte sich eben nur um „pathologische“ Bildungen. Auch M. BOUIN (1897) glaubte für *Saccharomyces* Mehrkernigkeit durch entsprechende Veränderung des Nährmediums (20—25 % Saccharose) erzielen zu können. Da jedoch für diese oft studierte Gattung eine spätere Bestätigung nicht vorzuliegen scheint, stehe ich der Angabe noch skeptisch gegenüber. Intracellulares Wachstum kann bei sonst typisch gekammerten Mycelien auch in der Natur die Wandbildung unterdrücken, worauf SHIBATA (1902 c) für den Mykorrhiza-Symbionten von *Podocarpus* und *Psilotum* hinweist.

Ähnliches ließ sich auch bei Algen erreichen. CHODAT (1911, S. 132) spricht davon, daß er durch geeignete Nährlösung die einkernigen Zellen von *Pediastrum* zwingen konnte, zu einer „petite Siphonée à 128 noyaux“ zu werden. Und v. ISTVANFFY (1888) beschrieb für die sonst einkernigen Zellen von *Ulothrix zonata* spontan beobachtete Mehrkernigkeit. Daß ferner neben kernlosen auch 2- und mehrkernige Zellen durch Abkühlung, Ätherisierung oder Zentrifugierung bei *Spirogyra* und

anderen Algen hervorgerufen werden können, haben wir oben (S. 144ff.) ausführlich abgehandelt. Auch zeigte für die gleiche Gattung REED (1907) daß bei Calcium-Mangel die Zellwandbildung nicht mehr gelingt, während die Kernteilung noch möglich war (bei K- oder P-Mangel war dagegen selbst diese sistiert). Ebenso wurde in schwächeren Lösungen von Antipyrin oder Coffein (VAN WISSELINGH 1915) die Ausbildung der Wände ganz unterdrückt oder sie blieb unvollständig, während die Kernteilungen noch fortdauerten[1]).

Für höhere Pflanzen wurde von DEMOOR (1895) und ANDREWS (1905) gezeigt, daß, z. B. in den Staubfadenhaaren der *Tradescantia*, in reinem Wasserstoff oder in reiner Kohlensäure zwar die begonnenen Kernteilungen noch zu Ende geführt werden konnten, aber keine Zellteilung mehr möglich war (vgl. auch die Angaben von NABOKICH (1904) für anaerobes Wachstum von *Phaseolus* sowie die von WÓYCICKI (1910) bei Hyperhydrie oder MOLLIARD (1907) in abgeschlossenen Röhrchen. Überall dürfte der Sauerstoffmangel an der Unterdrückung der Wände schuld sein). Das gleiche gilt für Wachsen in höherer Temperatur (34° C.). Vor allem aber hat man, wie bei *Spirogyra*, im Narkotisieren der Zellen ein Mittel in die Hand bekommen, mehrkernige Zellen zu erzielen. (BLAZEK 1902, NĚMEC 1902a, 1903a u. b, 1904a, 1910a, STRASBURGER 1907b, 1911, KEMP 1910, PURKYT 1912, SAKAMURA 1916, 1920); s. Fig. 125.

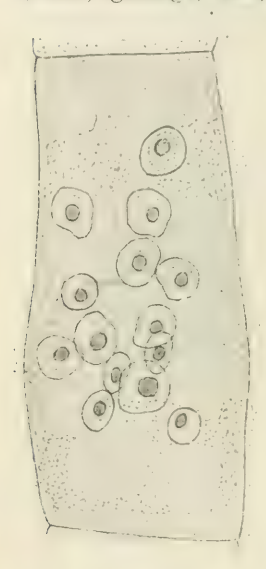


Fig. 125. *Pisum sativum.* Mehrkernige Zelle aus einer chloralisierten Wurzel. Vergr. 400. (Nach STRASBURGER.)

Desgleichen haben PRILLIEUX (1880), SCHRAMMEN (1902) und SABLINE (1903) durch abnorme Temperaturen, ferner OLIVIER (1882), DALE (1906), SCHÜRHOFF (1906) und H. S. HOLDEN (1912) nach Verwundungen Mehrkernigkeit erreicht. Besonders erwähnenswert sind aber und uns aus früherer Besprechung schon vertraut die mehrkernigen Zellen, die in Gallen infolge der Angriffe tierischer oder pflanzlicher Schädlinge auftreten (s. z. B. oben S. 120). In erster Linie berühmt geworden sind da ja die *Heterodera*-Gallen (TREUB 1886, VUILLEMIN u. LEGRAIN 1894, MOLLIARD 1900, TISCHLER 1901b, NĚMEC 1904b, 1910a, HOUARD 1906c, KÜSTER 1916 usw.; vgl. auch Fig. 45 und Fig. 126) mit ihren vielkernigen Riesenzellen. Erinnert sei im übrigen noch an die oben aufgeführten Gallen (PRILLIEUX 1877, MOLLIARD 1897, 1899, HOUARD 1906b u. c, DOCTERS VAN LEEUWEN 1910, KÜSTER 1913, S. 115, 1916, S. 273, ZWEIGELT 1917, WELLS 1920), die durch tierische Schädlinge und solche (S. NAWASCHIN 1899, TOUMEY 1900, v. GUTTENBERG 1905, BLOMFIELD u. SCHWARTZ 1910, v. FABER 1910 u. 1912b (hier nur selten und für kurze Zeit), REYNOLDS 1912, SHIBATA u. TAHARA

[1]) VAN WISSELINGH (1900b) macht darauf aufmerksam, daß zweikernige Zellen bei *Spirogyra* „spontan“ auftreten konnten, wenn „zurückgegangene“ Kulturen wieder zu kräftiger Entwicklung gebracht wurden.

1912, DUFRÉNOY 1919, REXHAUSEN 1920 usw., die durch pflanzliche Schädlinge mehrkernige Zellen aufweisen. Selten, wie in den *Heterodera*-Gallen, können nachträglich noch Wände zwischen den Kernen eingeschaltet werden (VUILLEMIN u. LEGRAIN 1894, NĚMEC 1910 a). Es muß sich durchweg um „Lähmungen" im Cytoplasma handeln, so daß die Zellteilungen nicht mehr gelingen.

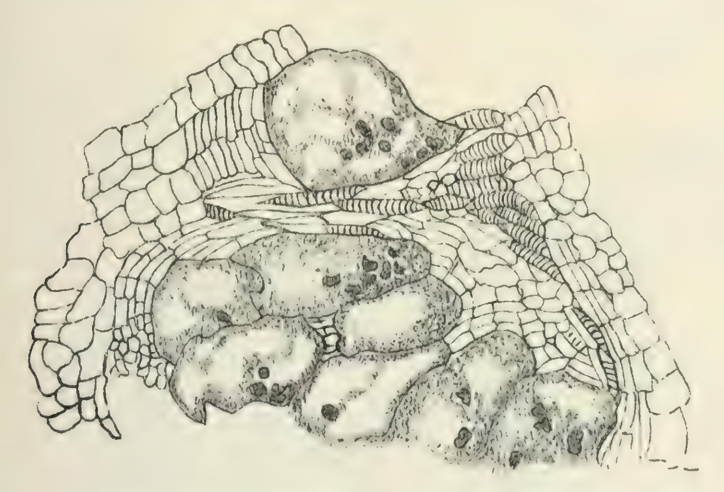


Fig. 126. *Circaea lutetiana.* Vielkernige Riesenzellen im Plerom der Heterodera-Gallen. Vergr. 170. (Nach TISCHLER.)

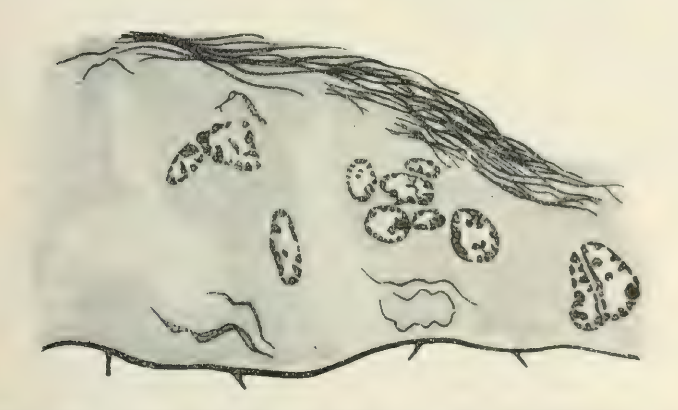


Fig. 127. *Cobaea scandens.* Tapetenzelle mit vielen Kernen. Im Plasma eigentümliche stark gefärbte „Stränge". (Nach BONNET.)

Wir haben vielfache Analoga dazu aus einer „normalen" Ontogenese. Als Übergang mag an das Auftreten 2-kerniger Zellen bei dem Gummifikationsprozeß gedacht werden, den RUHLAND (1907, S. 316) für die Amygdaleen beschrieb, oder an die Zellen der BELTschen Körperchen bei *Acacia* (JOKL 1917) oder an die Exkretzellen bei *Campelia* (MOLISCH 1918) mit ihren zahlreichen Kieselkörpern und die Sekretzellen im Griffelgewebe (SCHÜRHOFF 1916 b, 1918 b) mit ihrer konstanten

Zweikernigkeit. Im Bereich der Gametophyten mit den zahlreichen „lebhaft funktionierenden Zellen“ (s. S. 126 ff.) haben wir Mehrkernigkeit außerordentlich häufig. Man erinnere sich in erster Linie an die Tapetenzellen (Résumé bei BONNET 1911 a, 1912 b, Fig. 127); besonders viele (11—13) sind z. B. bei *Hepatica* nach COULTER 1898, *Mirabilis* nach TISCHLER 1908, *Cobaea* nach BONNET 1911, *Impatiens*[1]) nach OTTLEY 1918.

Ferner kommen in Betracht die Embryosuspensoren (HEGELMAIER 1878, 1880 a, b, STRASBURGER 1880 b, GUIGNARD 1881 b für *Corydalis* und die Leguminosen, PALM 1915 für *Hydrostachys*): das „Endothel“ des Embryosacks, die „jacket cells“[2]) wie das Gewebe um den Embryosack herum, das wir „spongy tissue“ nannten (z. B. FERGUSON 1903, COKER 1903 b, LAWSON 1904 b, COULTER und LAND 1905, KILDAHL 1908, EAMES 1913, SAXTON 1913 a, b usw.); die Endospermhaustorien (s. a. Fig. 65 bis 68), z. B. besonders ausgeprägt bei den Scrophulariaceen (SCHMID 1906), Ericaceen und Empetraceen (SAMUELSSON 1913), Podostemaceen (W. MAGNUS 1913) usw.; endlich die Antipoden, speziell bei Ranunculaceen (Literatur s. S. 133), Gramineen (Lit., ibidem. s. a. Fig. 128), Compositen (Lit. ibidem[3])), *Triglochin* (HILL 1900), und sonst gelegentlich auch da, wo normal Einkernigkeit der Einzelzellen erhalten bleibt. In Endospermen, bei denen es sich oft um ein nur kurze Zeit noch lebendes Gewebe handelt, werden die Zellen durch ungenügende Ausbildung von Wänden häufiger mehrkernig; das sah bereits KÖPPEN (1887) bei *Asphodelus* und *Carex* und ist sehr oft seitdem bestätigt worden (Literatur in Kap. 8). Und das bringt uns auch auf sonstige Beispiele, bei denen wohl gleichfalls Senilitätserscheinungen vorliegen. SCHMITZ (1879 b, S. 373, 1880 b, S. 179) führt bereits älteres Parenchym von *Glyceria*, *Taraxacum*, *Sempervivum*, *Solanum*, *Cereus* usw. als mehrkernig an, JOHOW (1880, S. 42) desgleichen Blattzellen von *Allium*, TREUB (1880 a, S. 44) das Parenchym von *Cereus multiangularis* und *Tradescantia* wie das Mark von *Ochrosia coccinea*, CARNOY (1884, S. 266) das Mark von *Sparmannia*, GRANT (1886) eine Reihe Parenchymzellen

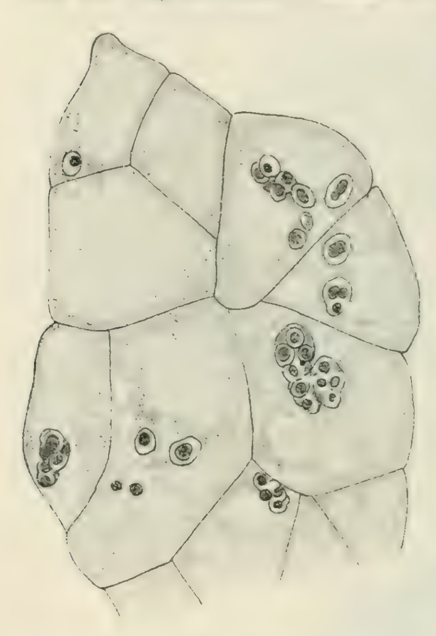


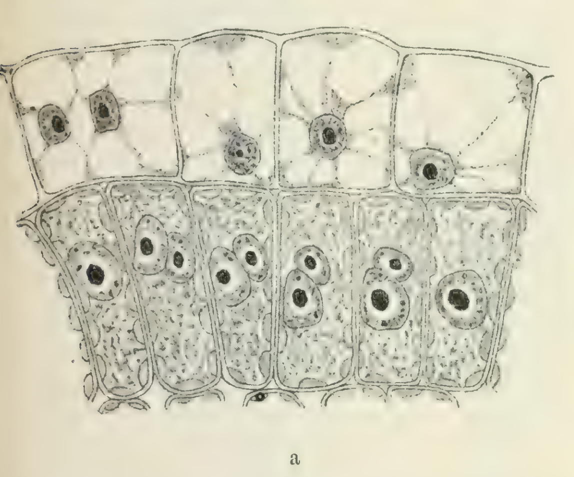
Fig. 128. *Avena sativa.* Antipodenkomplex. Typisch mehrkernige Zellen. Vergr. 375. (Nach TANNERT.)

[1]) Dauernde Einkernigkeit ist sehr selten. Sie kann wenigstens in der Mehrzahl der Zellen vorkommen bei *Ranunculus* (COULTER 1898), *Lemna* (CALDWELL 1899), *Sciaphila* (WIRZ 1910), *Abutilon* (LANTIS 1912), *Leitneria* (W. M. PFEIFFER 1912), *Himantoglossum* (HEUSSER 1915), *Thismia americana* (N. E. PFEIFFER 1918), *Juniperus* (DUPLER 1919) usw.

[2]) LAWSON macht darauf aufmerksam, daß sie z. B. bei *Cryptomeria* (1904 b) vielkernig, bei *Libocedrus* (1907 b) nur zweikernig werden.

[3]) Ich verweise noch besonders auf die zusammenfassende Arbeit von SMALL (1919).

zahlreicher krautiger Pflanzen, SCHAFFNER (1897 c) die Blattzellen von *Typha*[1]), TISCHLER (1900, S. 376) die Epidermis der Samenschale von *Corydalis*, um nur eine Anzahl Beispiele aus der älteren Literatur zu nennen. Hier scheint überall ein besonderer Nutzen für die Ökologie der Zelle nicht daraus zu entspringen. Anders sieht es schon aus, wenn wir an einzelne besonders langgestreckte Zellen denken, die typisch mehrkernig sind. TREUB (1880a) erkannte die Bastfasern im jugendlichen Zustande als polynucleär und ebenso die „ungegliederten“ Milchröhren. Und KALLEN (1882), HABERLANDT (1887), BUSCALIONI (1898a), PIROTTA und BUSCALIONI (1898), CAVARA (1898 c), MOLISCH (1899, 1901), SMOLÁK (1909) sowie NĚMEC (1910a)[2]) haben in zahlreichen Fällen die Mehrkernigkeit solcher sich fast wie Fremdkörper zwischen das Nachbargewebe schiebender Zellen näher untersucht[3]). Hier handelt es sich offenbar um eine dauernde „Aufteilung“ des großen Protoplasten in einzelne Bezirke, und wir könnten den SACHSschen „Energiden-Begriff“ getrost hervorholen, um die Grenzen der einzelnen „Herrschaften“ festzulegen.



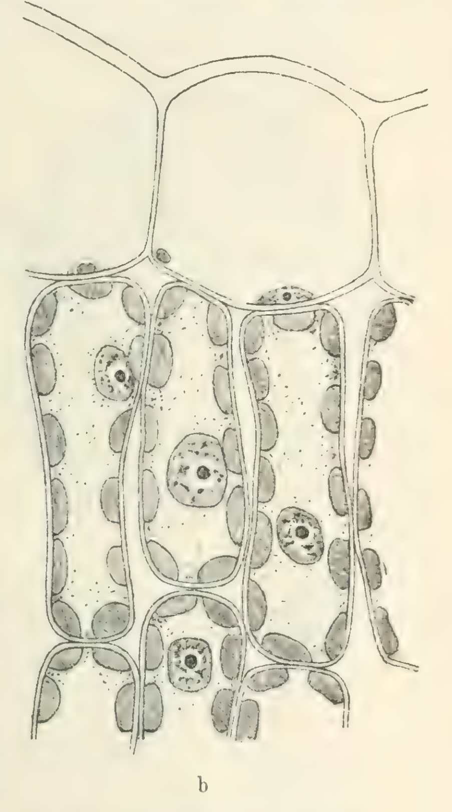


Fig. 129. *Althaea rosea.* Querschnitt durch die obere Blattfläche. a von einem jungen, b von einem älteren Blatte. Vergr. 1000. (Nach ERIKSSON.)

Noch ein anderer ökologischer Grund kann aber — wenigstens vorübergehend — mit der Herstellung von Zwei- oder Mehrkernigkeit verknüpft sein. Wir werden ihn erst ganz verstehen, wenn wir die Kernfusionen im Rahmen der normalen Entwicklung zu würdigen haben

[1]) Von SCHÜRHOFF (1920 b) nicht bestätigt.

[2]) Nach CONARD (1908, S. 13) sind wahrscheinlich auch die langen Endodermiszellen in den Wurzeln der Cyatheacee *Dicksonia* mehrkernig.

[3]) Bei *Eucommia ulmoides* sind dagegen die langen schlauchförmigen, eine Art „Guttapercha“ führenden Zellen dauernd einkernig (E. WEISS 1892). Der Autor meint, daß sie gewissermaßen noch die „Urform“ der Milchröhren repräsentieren.

werden (vgl. unten Kap. 9b). Auf ihn hat H. WINKLER (1916) hingewiesen. Es kann damit der Grund zu einer besonderen „Größe“ der Zelle oder ihrer Organe gelegt sein, die einen „Zweck“ im Rahmen des Gesamtorganismus zu erfüllen hat. Gerade für jugendliche Organe ist neuerdings auf solche transitorische Binuclearität hingewiesen (s. ARBER 1914, MAC LEAN 1914, PRANKERD 1915, BEER u. ARBER 1915, 1919)[1]). Und wenn sie auch von anderer Seite (SCHÜRHOFF 1920b) angezweifelt werden: ganz kann ich mich WINKLERS Argumenten nicht verschließen. Gerade die langen „Palisadenzellen“ in manchen Blättern sind zuweilen nur in der Jugend 2kernig, später nicht mehr, eine Fusion ist zum mindesten wahrscheinlich (vgl. Fig. 129)[2]). Ich möchte jedenfalls darauf hinweisen, daß man gerade in den letzten 20 Jahren kaum planmäßig nach mehrkernigen Zellen im Grundgewebe gesucht hat.



Fig. 130. *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*. Vierkernig gewordenes junges Pollenkorn, das durch Unterbleiben der Zellteilung aus einer ganzen Pollen-Mutterzelle entstanden ist. Vergr. 1800. (Nach TISCHLER.)

Kausal betrachtet, müssen nach dem, was wir oben ausführten, überall die Hormone, welche für die Zellwandbildung verantwortlich zu machen sind, fehlen oder nicht in genügender Konzentration vorhanden sein. „Verstehen“ können wir das allenfalls bei Schädigungen der Zellen durch Außen- oder Inneneinflüsse, weniger bei den zuletzt angeführten, problematischen Beispielen.

Rätselhaft in seinem Wesen ist ebenfalls der „Bastardeinfluß“, auf den wir hier noch kurz zu verweisen haben. Denn nur selten ruft er Störungen im Zellbetriebe durch Herstellung „abnormer“ Zweikernigkeit gleich zu Anfang der Ontogenese hervor wie bei den von STRASBURGER (1886, S. 62) beschriebenen Bestardembryonen von *Orchis Morio* × *O. fusca*. Viel häufiger erst zeigt sich die gleiche Schädigung, wenn die Bastard-Generation erwachsen ist und dazu übergeht, Geschlechtszellen zu bilden. Auf die Störungen, die hier häufig zu beobachten sind, kommen wir noch weiter unten (Kap. 7) ausführlich zu sprechen. Jetzt sei daran erinnert, daß auf diese Weise z. B. 4kernige Pollenkörner entstehen können (Fig. 130) (ROSENBERG [1907a] für *Hieracium excellens*, TISCHLER [1908] für *Mirabilis*, HOLMGREN [1919, S. 13] für *Erigeron eriocephalus* usw.). Natürlich kann ähnliches durch „direkte“ Schädigungen auch bei Nichthybriden in genau derselben Weise sich abspielen.

Und wenn wir (Kap. 5a) Beispiele für abnorm veranlaßtes Auftreten von Kernteilungen kennen lernen werden, wie bei der „parthenogenetisch sich entwickelnden“ Eizelle von *Ficus Carica* mit ihren

[1]) Ja bei Blattscheiden von *Secale, Hordeum, Triticum, Zea* und *Dactylis* hatte BEER (1899) bis zu fünf Kerne in einer Zelle nachgewiesen.

[2]) Das Bild stammt von ERIKSSON (1911); im Text erwähnt er die uns hier interessierende Eigentümlichkeit nicht besonders.

132 Kernen, die ich selbst (TISCHLER 1912) z. B. beschrieb, dann werden wir an die mannigfachen Ursachen, aus denen Mehrkernigkeit entsteht, aufs neue zu denken haben.

In sehr vielen Fällen ist jedenfalls diese dauernde oder vorübergehende Vielkernigkeit der Zellen nur noch „phylogenetisch" bewertbar. Und darum sind solche Beispiele ja gerade von der Systematik häufig beachtet worden.

Das ist z. B. der Fall, wenn „plötzlich" im Gymnospermen-Prothallium vor der Befruchtung Wände zwischen den Kernen nicht mehr auftreten, wie bei *Gnetum* (KARSTEN 1892, 1893a, LOTSY 1899 [1]), PEARSON 1915, THOMPSON 1915, 1916). Übergänge zu diesem Typ finden sich freilich auch bei den anderen Gnetaceen. Bei *Ephedra* sind nach LAND (1909) die Wände im oberen Teil des Embryosacks „extremely delicate" und bei *Welwitschia* (PEARSON 1906, 1909) haben wir neben den mehrkernigen „Archegonialschläuchen" auch im übrigen Teil des Prothalliums zahlreiche Kerne in den meisten Zellen. Und wenn wir weiter bei den Coniferen oder *Gingko* Umschau halten, werden wir ganz außerordentlich häufig die gleiche Erscheinung finden, wie in dem funktionell ähnlichen Endosperm der Angiospermen: ungenügende Ausbildung von Zellwänden und infolgedessen Einschluß vieler Kerne in eine Zelle (KOEPPEN 1887, JÄGER 1899, COKER 1902, 1903b, 1912, COULTER u. LAND 1905, LAWSON 1904b, CAROTHERS 1907, SAXTON 1909b, 1910b, 1913a, M. S. YOUNG 1910, STILES 1911, 1912, GIBBS 1912, SINNOTT 1913, EAMES 1913, BURLINGAME 1915, DUPLER 1917 usw.).

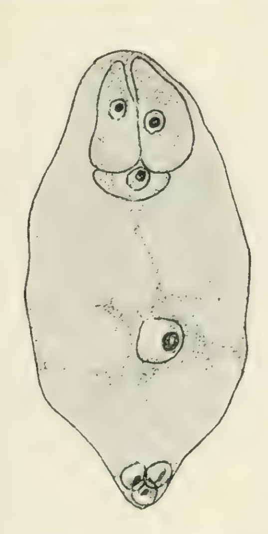


Fig. 131. ***Ribes sanguineum.*** 8kerniger Embryosack. Die beiden Polkerne in einen Kern verschmolzen. Vergr. 400. (Nach TISCHLER.)



Fig. 132. *Jussieua cfr. villosa.* 4kerniger Embryosack. Vergr. 470. (Nach TÄCKHOLM.)

Die Entwicklungslinien können wir damit zur Not konstruieren, aber über die wirklichen Ursachen dieses Unterbleibens von Scheidewandanlagen wissen wir noch nichts.

Ähnlich phylogenetisch bedingt sind nun auch die Embryosacktypen der Angiospermen. Bei weitem in den meisten Fällen hat sich 8-Kernigkeit herausgebildet, und dieser Modus galt seit den klassischen Arbeiten von STRASBURGER (1878a, 1879a), TREUB und MELLINK (1880), A. FISCHER (1880), M. WARD (1880a u. b) usw. lange Zeit als der

[1]) Hier war die Schilderung freilich mit Unrichtigkeiten verknüpft.

einzig mögliche (Fig. 131). Veränderungen schienen nur insofern vorzukommen, als die Zahl der Antipoden sich stark vermehren konnte. Neben den Ranunculaceen, Gramineen, Compositen, die wir oben bereits (S. 133, 216) besonders hervorhoben, seien noch die Sparganiaceen und Pandanaceen (Campbell 1899 c und d, 1911 a, Schürhoff 1920 c), die Araceen (Campbell 1900, 1903, 1905 b, 1912, Gow 1908 b, 1913, Rosendahl 1909) und *Ulmus* (Shattuck 1905) besonders genannt, bei denen die Zahl z. T. ins Enorme wachsen kann. Eine ausführliche Darstellung der einschlägigen Verhältnisse würde uns aber zu weit führen. Gelegentliche Vermehrungen sind häufig genug beschrieben. Und ähnlich wie eine Vermehrung der Kernzahl im Embryosack kann auch eine Verminderung sekundär eintreten, dadurch daß einige Kerne „ausfallen". Normal wird das schon durch die frühzeitige Fusion der beiden „Polkerne" zu einem erreicht. Und anzuschließen sind die zahlreichen Fälle, in denen die Antipoden sehr transitorische Gebilde sind und bereits zur Zeit der Befruchtung nicht mehr persistieren. Schon Guignard (1885 b) fand, daß das spezifisch und für nahe Verwandte verschieden sein kann: so verschwinden sie bei *Thesium* sehr frühzeitig, bei *Osyris* bleiben sie etwas länger und bei *Santalum* sind sie noch im Augenblick der Befruchtung vorhanden.

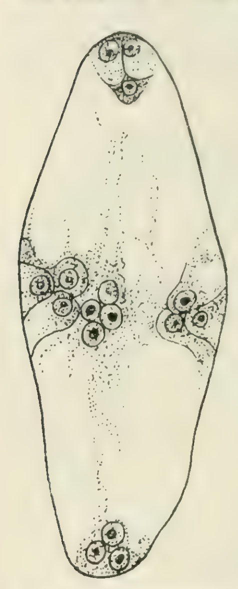


Fig. 133. *Euphorbia procera*. 16 kerniger Embryosack. Die Kerne in 4 Triaden angeordnet, die 4 „Polkerne" in der Mitte. (Nach Modilewski.)

Phylogenetisch verwerten läßt sich dies Antipodenverschwinden, wenn wir sehen, daß auch bei *Trapa* (Gibelli und Ferrero 1891, M. Ishikawa 1918) oder *Lythrum* (Tischler 1917 a) solche „sekundäre" 5- resp. infolge der Polkernfusion 4-Kernigkeit des Embryosacks erreicht wird. Denn nahe Verwandte dieser Gattungen besitzen nun als „Familien-Merkmal" primär-4 kernige Embryosäcke: das sind die Onagraceen. Geerts (1909), Modilewski (1909 b), Täckholm (1914, 1915), Renner (1914), Werner (1915), M. Ishikawa (1918) haben das außer Zweifel gestellt. Ein Teilungsschritt im jugendlichen Embryosack ist somit hier ausgefallen (Fig. 132).

Von Interesse ist es, daß sich in anderen Verwandtschaftskreisen unabhängig von diesem die gleiche Erscheinung herausgebildet hat. Ebenso wie für die Onagraceen ist die 4-Kernigkeit für die Podostemaceen systematisch wichtig (Went 1910, 1912, W. Magnus 1913); der Grad der Reduktion in dieser Familie ist aber sehr wechselnd. Ein Antipodalkern kann zunächst noch vorhanden sein und vor der weiteren Teilung degenerieren, er kann aber auch gleich von Anfang an fehlen (vgl. dazu Palm 1915, S. 225—227).

Sonst sind gelegentlich auch aus anderen Familien 4 kernige Embryosäcke beschrieben worden, so für die Orchideen *Cypripedilum* (Pace 1907) und *Gastrodia* (Kusano 1915). Gerade aus dieser Familie kennen wir allerlei Übergänge vom normalen 8 kernigen zum 4 kernigen Typus (W. H. Brown u. Sharp 1911, Sharp 1912 a, Pace 1914, Afzelius 1916). Weiterhin wären noch die Liliacee *Clintonia borealis*

(R. W. SMITH 1911), die Palme *Chamaedorea concolor* (SUESSENGUTH 1920) und die Euphorbiaceen-Gattungen *Codiaeum* und *Ceramanthus* (ARNOLDI 1912b) zu nennen[1]). Unter die 4-Kernigkeit herab ist der Embryosack schließlich bei *Plumbagella* (DAHLGREN 1915b, 1916, vgl. auch PALM 1915) gesunken.

Der „sekundäre" Charakter — vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet — für diese Abweichungen vom Normal-Typus wird uns besonders deutlich, wenn wir die Familie der Euphorbiaceen ansehen. Denn bei ihr haben wir neben 8- und 4kernigen einmal wieder einen Übergangstypus, wie bei den Orchideen, dann aber daneben selbst eine Vermehrung der Kerne durch einen weiteren Teilungsschritt auf 16. (Fig. 133) (vgl. auch MODILEWSKI 1909a, 1910, 1911 u. DESSIATOFF 1911).

Sechzehnkernige Embryosäcke kennen wir außerdem noch für die Piperacee *Peperomia* (CAMPBELL 1899a u. b, 1901, D. S. JOHNSON 1900b, 1902b, 1907, 1910, 1914a, W. H. BROWN 1908, 1909a, FISHER 1914)[2]), HÄUSER 1916, für die Halorrhagacee *Gunnera* (SCHNEGG 1902[3]), A. ERNST 1908a und b, MODILEWSKI 1908b, SAMUELS 1912), für die Penaeaceen (Miß STEPHENS 1909), für *Pandanus* (CAMPBELL 1911a) und für die Composite *Pyrethrum parthenifolium, var. aureum* (PALM 1914, 1915). Die Stellung der Kerne kann dabei in den verschiedenen Fällen eine wechselnde sein, ist für die spezielle Art aber typisch. Vgl. außer den genannten Abhandlungen auch die von JACOBSSON-STIASNY (1916) und M. JSHIKAWA (1919). Ja wir kennen sogar Beispiele, bei denen eine und dieselbe Spezies nebeneinander 8- und 16kernige Embryosäcke aufweist, so die Euphorbiacee *Poinsettia pulcherrima* (DONATI 1912, 1913)[4]) oder die Plantaginacee *Plantago maior* (EKSTRAND 1918). In anderen Fällen ist die Vermehrung der Nuclei offenbar nur „pathologisch", so in dem von CHODAT (1903) für *Parnassia palustris* beschriebenen Beispiel. Der eine Polkern „en route pour se fusionner avec l'autre s'est divisé comme le noyau originel de l'appareil femelle en produisant comme lui deux synergides, un oeuf et un nouveau noyau polaire". Als ähnliche Abnormität ist wohl auch der von FAMILLER (1896) für *Viburnum Lantana* beschriebene Fall zu werten, oder der von HORNE (1909) für *Davidia involucrata* oder der von TÄCKHOLM (1915) für die Fuchsia-Rasse „Marinka". Hier dürften reine Ernährungsstörungen eine scheinbar neue Embryosackart zustande kommen lassen, die freilich kaum ihren „Zweck" wird erfüllen können. Ich habe wenigstens noch nicht gehört, daß eine dieser Eizellen befruchtungsfähig war.

Noch sonderbarer aber mutet uns die Tatsache an, daß selbst die Pollenkörner unter bestimmten Verhältnissen zu embryosackähnlichen Gebilden auswachsen können (vgl. oben S. 106). NĚMEC (1898d) hat

---

[1]) Scheinbar gehörte auch der Embryosack der Balanophoracee *Helosis guayanensis* hierher (CHODAT und CH. BERNARD 1900). UMIKER (1920) zeigte jedoch neuerdings, daß sich noch 6 Kerne bilden, indem nur der letzte Teilungsschritt am Chalazalende ausbleibt. Erst dadurch, daß die Antipodenkerne bald degenerieren, wird der Embryosack „sekundär" vierkernig.

[2]) Nicht dagegen bei den verwandten Gattungen *Piper* u. *Heckeria* (JOHNSON 1902a).

[3]) Dieser war sich freilich noch nicht genau klar darüber, daß es sich gerade um 16 Kerne handelt.

[4]) CARANO (1915c) sah daneben noch Übergänge vom 8- zum 16-Kern-Typus. Ersterer ist indes nach DONATI und CARANO die Regel.

das nämlich einmal für petaloide Antheren von *Hyacinthus orientalis* beschrieben. Der eigentliche ♂ Kern degenerierte dabei, und die schließlich vorhandenen Nuclei waren aus der Teilung des „vegetativen“ Kerns hervorgegangen (Fig. 134).

Wir haben diese verschiedenen Typen unter den „mehrkernigen Zellen“ beschrieben, trotzdem ja die Syncytien bald aufzuhören pflegen und eine Kammerung in Einzelzellen (vgl. oben S. 209) einsetzt.

Aber gerade der vorübergehende polynucleäre Zustand des jugendlichen Embryosacks war das Charakteristische dabei. Und dann ist

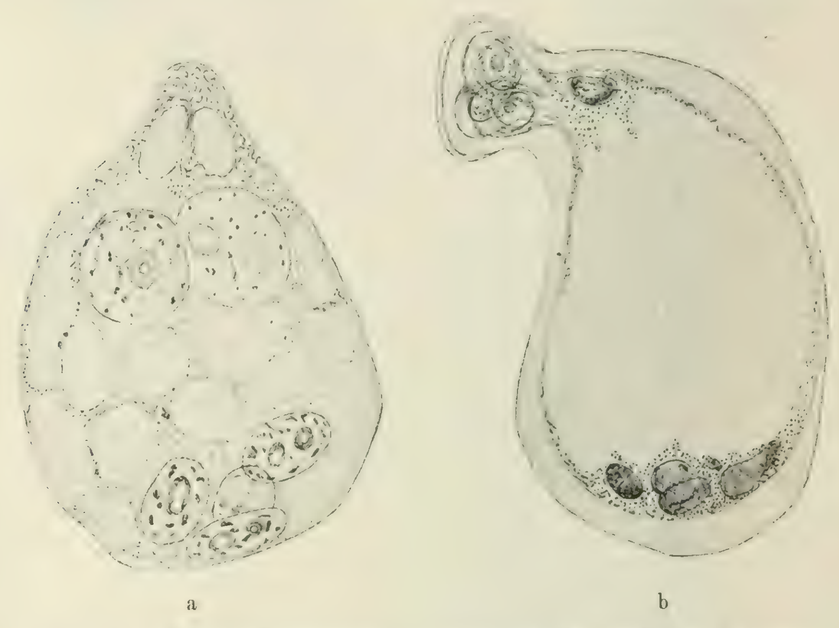


Fig. 134. *Hyacinthus orientalis.* Pollenkörner aus petaloiden Antheren. a auf dem Wege zu einer Art „Embryosackbildung“, b zu einem typischen Embryosack ausgewachsen. (Nach NĚMEC.)

häufig genug die Wandbildung um einzelne Kerne, und damit die gesonderte Zellbildung ausgefallen. Besonders oft sehen wir das für die Antipodalkerne, aber selbst bei dem Eiapparat kommt es vor (*Corylus* und *Juglans* nach S. NAWASCHIN 1895a u. b und *Juglans* nach KARSTEN 1902, vor allem aber *Tulipa* nach GUIGNARD 1900a). Ebenso können schon während der Bildung des Embryosacks durch Unterdrückung von sonst sich ausbildenden Zellwänden Plasmamassen syncytial vereinigt werden, so daß die einzelnen Kerne des definitiven Embryosacks denen von anderen damit nicht mehr „homolog“ werden (vgl. a. weiter unten am Schluß dieses Kapitels und Kap. 9b). Und man betrachte auch in Fig. 135 die durch die Hinzuziehung von anderen „Makrosporen“ eigentümlich vergrößerten Embryosäcke bei *Fuchsia* (TÄCKHOLM 1915).

Wenden wir uns nun von den Blütenpflanzen zu den Thallophyten, so ist hier der Versuch, die Mehrkernigkeit der Zellen bei der einen Gruppe, die Einkernigkeit bei einer anderen wirklich kausal zu ver-

stehen, gleich aussichtslos. Dabei unterscheiden sich zuweilen nahe Verwandte stark darin voneinander. Man denke nur an WILLES (1900) Studien bei *Acrosiphonia*, einer Gattung, die er nur auf Grund ihrer Viel- resp. Einkernigkeit in zwei verschiedene aufteilte und man erinnere sich daran, daß die Conidien bei *Entomophthora* einkernig, dagegen bei den nahe Verwandten *Empusa* und *Delacroixia* mehrkernig sind (CAVARA 1899, GALLAUD 1905b).

Oft kann man ja mit OLTMANNS (1905, S. 89) die Regel aufstellen, daß Mehrkernigkeit in einer Zelle eintritt, sowie eine bestimmte Zellgröße überschritten ist, so bei den langgestreckten Zellen im Centralkörper der Fucaceen oder in den mittleren Zellen von *Sacorrhiza* (BARBER 1899). Aber häufig versagt die Regel doch auch ganz. Denn warum hat die doch auch cellulär gegliederte Floridee *Griffithsia* Zellen bis zu 4000 Kernen (J. F. LEWIS 1909, KYLIN 1916a)? Warum ist demgegenüber *Dumontia* (GR. A. DUNN 1917) streng einkernig, und hat nur gerade immer die unteren Zellen der Carpogonäste zwei- bis dreikernig? Warum haben manche Flechtenpilze in ihren Ascosporen anstatt eines Kernes deren Hunderte? (HABERLANDT 1887, S. 82, ZOPF 1905, s. Fig. 136). Auch die Zahl der Nuclei in den Asci, die doch im allgemeinen phylogenetisch auf 8 fixiert ist, kann davon weit abweichen. So wurden für *Humaria granulata* bis zu 1000, für *Rhyparobius* noch mehr als 200 angegeben (BARKER 1903, RAMLOW 1914); andererseits haben bekanntlich die Tuberaceen nur 4 Nuclei und zahlreiche Erysiphaceen können nicht einmal diese Zahl erreichen.

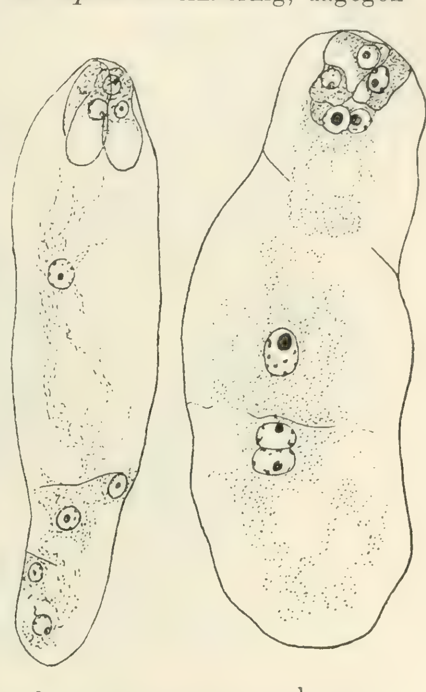


Fig. 135. *Fuchsia procumbens.* Embryosäcke durch Hinzufügung von anderen „Makrosporen“ vergrößert. a unter dem ursprünglichen Embryosack zwei zweikernige Zellen, die durch Auflösung der Scheidewände mit ersteren vereinigt werden. b die beiden unteren Makrosporen übertreffen den eigentlichen Embryosack sogar an Größe. Auch hier lösen sich die Membranen auf. Vergr. 470. (Nach TAECKHOLM.)

Auch die Ascogone selbst sind oft „typisch“ verschieden. Miß FRASER (1913) weist darauf hin, daß allein bei den Discomyceten ganz verschiedene Modi vorkommen. Wir haben einzellige vielkernige wie bei *Pyronema*, solche die nach Eintritt der ♂ Kerne vielzellig werden, wie bei *Ascodesmis* und solche, die von Anfang an vielzellig sind, wie bei *Lachnea cretea*.

Die Beispiele mögen genügen. Ganz selten einmal, daß uns ein Weg sich zeigt, zum Verständnis der Kernzahlen in der Zelle zu kommen. So stellt HIRMER (1920) neuerdings fest, daß im *Psalliota*-Mycel anfangs alle Zellen polynucleär sind. Aber mit dem Weiterwachsen der Hyphen wird spitzenwärts eine immer größer werdende Verringerung der Kern-

zahlen erreicht, bis im Hut endlich Zweikernigkeit pro Zelle hergestellt ist. Hier leuchtet wenigstens bereits die Gesetzmäßigkeit der Abnahme in der Kernzahl ein, wenn wir auch über die Gründe der steigenden Teilungsunfähigkeit der Nuclei noch keine positiven Angaben machen können.

Sehr interessant sind in diesem Zusammenhange noch die Studien von Frl. HAENICKE (1916) über vegetative „Mutationen" bei *Aspergillus*. Die Conidien der normalen Rasse von *Aspergillus niger* beginnen für gewöhnlich erst zu keimen, wenn sie mindestens acht Kerne besitzen. Sehr häufig wird diese Zahl auch überschritten, sehr selten ist sie noch nicht erreicht (Fig. 137). Dagegen keimten sie bei der Rasse „proteoides", die durch Einwirkung von Giften, Temperatureinflüssen usw. aus der Hauptrasse entstanden war, bereits aus, wenn sie erst auf dem

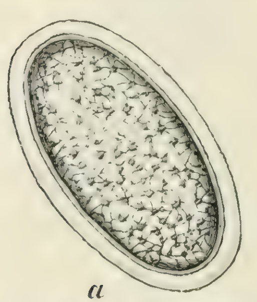




Fig. 136. a *Mycoblastus sanguinarius*. Ascospore mit 3—400 Kernen. b *Ochrolechia pallescens*. Ascospore mit 150—200 Kernen. Vergr. 540. (Nach ZOPF.)

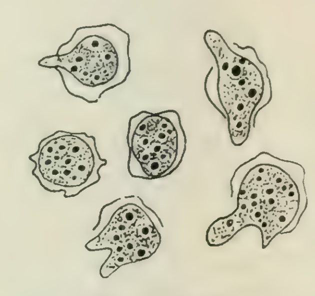


Fig. 137. *Aspergillus niger*. Normale Rasse. Vergr. 1125. (Nach HAENICKE.)

Zweikernstadium angelangt waren, häufig sogar, wenn sie erst einen Kern besaßen (Fig. 138a). Aber in einer anderen „Linie", der sogenannten „Bleilinie" ($J_{16}C_1$) fanden sich die keimenden Conidien geradezu vollgepfropft von Kernen, und die Menge übertraf bedeutend die der Normalrasse (Fig. 138b). Wieder in einer anderen Linie, der „Manganlinie" (J_{19}d) wuchsen die Zellen, bevor sie auskeimten, gar zu Riesenzellen aus. In ihrer Mehrzahl begannen sie auf dem Zwei- bis Vierkernstadium zu keimen, konnten aber zuweilen auch mehr Nuclei besitzen (Fig. 139).

Viel größer ist die Abweichung bei der „Fuscus-Mutante" (Fig. 140) mit ihren einzelnen und dabei stark gegen die Norm vergrößerten Kernen, während wir die als „Fuscoides" beschriebene Rasse (Fig. 141) von dieser, was die Kerne anlangt, wieder weit abrücken müssen.

Die Resultate Frl. HAENICKES sind demnach von außerordentlichem Interesse für die von uns aufgeworfenen Probleme und könnten der Ausgangspunkt für ein wirkliches Verständnis der Kernzahl in der Zelle bei diesen Pilzen werden. Schon CLAUSSEN (1905, p. 10) war für *Ascodesmis nigricans* übrigens aufgefallen, daß die Zahl der Kerne „je nach ihrer Größe" in der Zelle wechseln könne. Das sprach dafür, daß wichtiger als die Kernzahl die Gesamtmenge des Karyoplasma wäre.

v. NEUENSTEIN (1914, S. 51) greift diesen Gedanken für die Algen auf, und er kam bei Berechnung der Volumverhältnisse von Kern und

Cytoplasma zu dem Schluß, daß sich die Einzelkerne bei der polyenergiden *Cladophora* wie 1 : 106, bei dem monoenergiden *Oedogonium* wie 1 : 65 und bei *Microspora* wie 1 : 45 verhielten. Aber mehr als Anzeichen können wir nicht daraus entnehmen, daß Zahl und Größe der Kerne bisweilen in einer ungefähren Proportion zueinander stehen.

Eine besondere Erwähnung verdienen auch die sogenannten „conjugierten“ Kerne. Wir werden sie erst weiter unten (Kap. 8) genügend verstehen. Jetzt sei nur gesagt, daß wir die constante Zweikernigkeit der

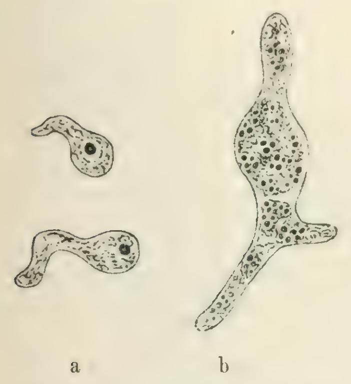


Fig. 138. *Aspergillus niger proteoides.* a Einkernstadium. b weiter ausgewachsene Hyphen der Bleilinie (J_{16} C_1). Vergr. 1125. (Nach HAENICKE.)



Fig. 140. *Aspergillus niger fuscus.* Vergr. 1125. (Nach HAENICKE.)

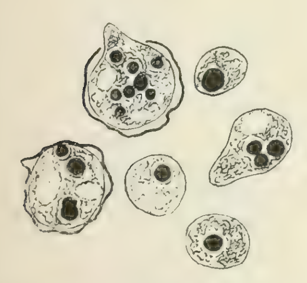


Fig. 139. *Aspergillus niger proteoides.* „Riesenzellen“ der „Manganlinie“ (J_{19} d). Vergr. 1125. (Nach HAENICKE.)



Fig. 141. *Aspergillus niger fuscoides.* Vergr. 1125. (Nach HAENICKE.)

Zellen bei Asco- und Basidiomyceten in einer besonderen Lebensphase haben und daß an deren Ende immer eine Kernfusion steht. Aus der gleichzeitigen Teilung dieser Kerne werden wir geneigt sein, auf einen gleichen physiologischen Zustand zu schließen, in dem sie sich befinden.

Ist denn nun in den mehrkernigen Zellen neben der Zahl auch die Stellung der Kerne typisch? Wir werden es erwarten, nach dem was wir (Kap. 4c) von der Stellung des Nucleus für die Zellfunktion hörten. Und wir haben damals bereits darauf hingewiesen, daß der Kern wohl nicht nur aus „eigener Kraft“, sondern beeinflußt vom Plasmoderma sich einstellen muß. NĚMEC führt (1910a, S. 416) näher aus, wie er sich die

Lage des Kernes durch die „abstoßenden Wirkungen“ der Hautschicht beeinflußt denkt.

Er kannte aus eigenem Studium die vielkernigen Gefäßanlagen im Plerom der Wurzeln von Dioscoreaceen und Euphorbiaceen. Innigere Kernvereinigungen kommen hier nur ganz gelegentlich vor. Für gewöhnlich bleiben die Nuclei unverschmolzen und sie pflegen sich auch in besonderer Weise zu gruppieren. In Fig. 142 sehen wir einige der beobachteten Fälle.

Ein anfängliches Zusammentreten von je zwei Kernen läßt sich durch deren Beziehungen als Tochterkerne eines gemeinsamen Mutterzellkerns erklären. Aber es konnten auch andere Gruppierungen bemerkt werden (2 + 4 + 2, 3 + 1 + 1 + 3, 1 + 3 + 3 + 1, 3 + 1 + 3 + 1, 4 + 4, 4 + 3 + 1, 4 + 2 + 2 usw.) (S. 125). „Schließlich vereinigen sich alle Kerne zu einer Reihe, die perlschnurförmig parallel zur Längsachse der Zelle verläuft.“ Unterdessen haben sich die Zellen bedeutend gestreckt, „und sind in eine Zone geraten, wo im Procambium keine Teilungen mehr vor sich gehen“. Hier lösen sich die Kernreihen auf, „zunächst zu unregelmäßigen Gruppen, später isolieren sich die meisten Kerne ganz von einander und verteilen sich diffus im Zellraume“. Aus sehr zahlreichen Messungen der Zell- und Kerngrößen und der Entfernungen der Nuclei während ihrer Teilungen, vermochte NĚMEC (S. 128) weiter zu folgern, daß „mit steigender Zellenlänge auch die Distanz zwischen den Kernteilungsfiguren steigt, zwar nicht immer streng proportional, aber doch ist der Zusammenhang zwischen der Zellenlänge und der Distanz zwischen den Figuren klar“. Während der Teilungen bleibt die Anordnung der Nuclei gesetzmäßiger als während der Kernruhe. Denn während der letzteren konnten sie sich ja zuweilen so fest aneinanderlegen, daß ihre Berührungsflächen ganz eben werden. Zu dieser Zeit wirkt somit in erster Linie die abstoßende Wirkung des Plasmoderma und erst vor der neuen Teilung kommt auch die zweite Kraft, nämlich die der gegenseitigen Abstoßung zur Geltung. Es ist zu hoffen, daß die neueren Versuche, die elektrischen Ladungen in der Zelle zur Erklärung mancher Bewegungen heranzuziehen (KELLER 1918, R. STOPPEL 1920), diese NĚMECschen Vorstellungen in ein etwas mehr physikalisches Gewand kleiden werden.

Für die Algen, und speziell die oft untersuchten künstlich zweikernig gemachten Spirogyren, hatte bereits GERASSIMOFF (1899) ausgeführt, wie die Nuclei hier zu einer „symmetrischen Anordnung in der Zelle“ hinstreben. Waren sie nicht gleich „stark“ entwickelt, so nahm der größere eine „mehr dominierende Lage ein als der schwache Kern, wenn auch eine centrale Lage wegen der Anwesenheit des anderen ausgeschlossen war“. Standen die zweikernigen Zellen mit den benachbarten kernlos gewordenen noch in freier Kommunikation, war also die Wand zwischen ihnen noch nicht ganz geschlossen, so erwies sich „gewöhnlich das System der zwei Kerne zur kernlosen Kammer hin etwas verschoben“. Rückte nachträglich ein Kern durch die unvollständige Öffnung in die Nebenzelle, so begann der hier central gelagerte Nucleus seine Stellung zu ändern, bis eine Symmetrie hergestellt war. Und ebenso blieb die anfängliche Lage nicht erhalten, wenn einer der beiden Kerne durch die Lücke in die kernlose Kammer hingewandert war.

Ähnlich wurde Symmetrie auch in drei- bis vielkernigen Zellen angestrebt. Nur wenn einzelne der Nuclei zu klein waren, erschienen sie zu „schwach“, um eine strenge Regelmäßigkeit einzuhalten. Diese Zellen gingen aber meistens bald zugrunde.

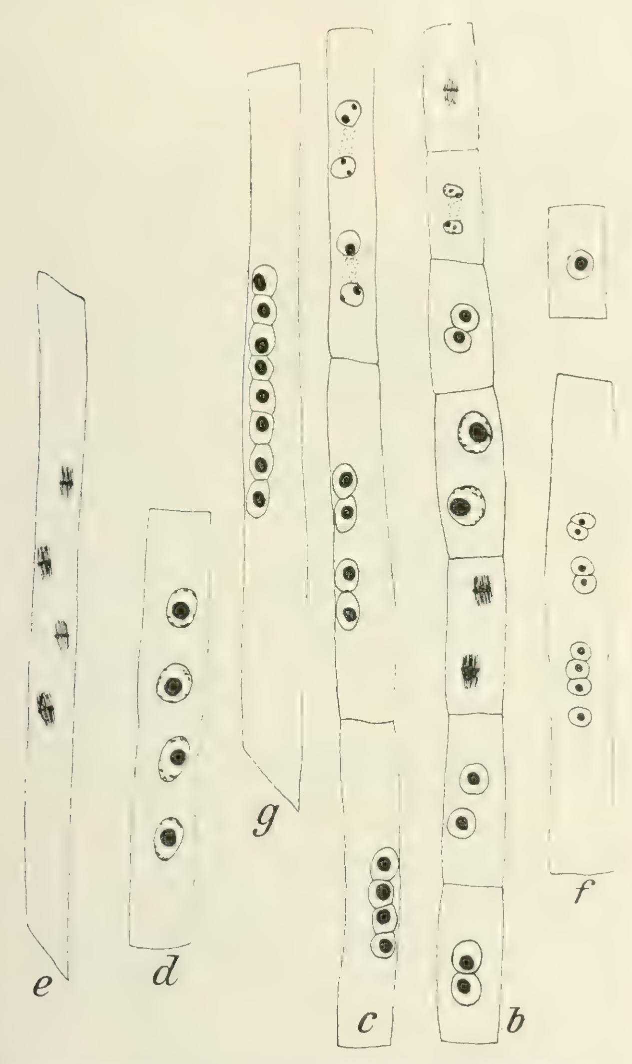


Fig. 142. *Ricinus communis.* Verschiedene Stadien der mehrkernigen Gefäßanlagen. Man beachte die wechselnde Stellung der Kerne zueinander. (Nach NĚMEC.)

Damit werden NĚMECs Vorstellungen von dem gegenseitigen Einfluß der Kerne aufeinander wie von der Einwirkung der Gesamtprotoplasten sehr stark gestützt. Man darf aber bei eventuellen Einwänden niemals den Gesamtzustand der Zelle außer acht lassen. So wie die Zellen älter werden, macht sich in ihnen die Tendenz bemerkbar, die Kerne mehr „diffus“ zu verteilen. Ja, es wäre nun möglich (NĚMEC

1910a, S. 419), „daß beiderlei Einwirkungen jetzt ganz aufgehört haben und die Kerne durch die Plasmabewegung passiv und unregelmäßig voneinander entfernt werden". Übereinstimmend hiermit gelingen auch Kernfusionen in vegetativen Zellen im allgemeinen in alternden Zellen besser als in meristematischen. Hier sind die Repulsionen der Nuclei untereinander wenigstens aufgehoben (vgl. auch Kap. 8). Ganz kurz sei in diesem Zusammenhang auf eine kleine Notiz von DANGEARD (1900b, S. 43) hingewiesen. Der französische Autor beobachtete einmal, daß die Conidien von *Bactridium flavum* ihre vielen Kerne in einen Klumpen zusammentreten lassen, sowie ein kleiner Pilz, das „*Oidium Bactridii*" auf ihnen parasitierte. Auch trat ihre Membran schärfer hervor als gewöhnlich, und die Nucleolen erschienen größer, Anzeichen, die auf eine stärkere Beeinflussung des intracellulären Stoffwechsels schließen ließen. Die Repulsionswirkungen der Kerne gegeneinander waren hier durch einen fremden Organismus aufgehoben. Es wird die Aufgabe experimenteller Forschung sein, das gleiche auch willkürlich nach Zusatz bestimmter seitens des Menschen zugefügter Stoffe zu erreichen. (Man denke ferner an die oben (S. 169ff.) bei den Kernwanderungen behandelten Beispiele.)

Mehrkernigkeit kann nun auch auf eine andere Weise zustande kommen, von der wir bisher noch nicht gesprochen haben. Es können sich nämlich die zwischen zwei Zellen vorhandenen Wände auflösen und die Einzelprotoplasten zu einem Syncytium verschmelzen. Abgesehen von den Fällen, die mit der Befruchtung zusammenhängen (Kap. 8) werden wir von bekannten Beispielen zunächst an die „gegliederten" Milchröhren und die Gefäße denken. Schon JOHOW (1880, S. 29—31), E. SCHMIDT (1882), CALVERT und BOODLE (1887), CALVERT (1887) und ZANDER (1896) zeigten, daß dabei die Kernstellung unverändert bleiben kann. Auch sehen wir ähnliches öfters in drüsigem Gewebe. Eingehender beschreiben das z. B. BRIQUET (1896) für die schizolysigenen Sekretbehälter der Myoporaceen und SPRECHER (1909) für die resinogenen Zellen von *Gingko*. Auch STARR (1910) gibt für die gleiche Art an, wie die Kerne hier eine Zeitlang in einer „plasmodialen Schleimmasse" schwimmen.

Für vegetative Thallophytengewebe erinnern wir an die älteren Beobachtungen von SCHMITZ (1880a, S. 122). Die Corallineen lassen manchmal auf diese Weise zwei oder mehrere Zellen in offene Verbindung treten, und auch hier bleiben die Nuclei unbeeinflußt. ROSENVINGE (1888b, vgl. auch das Résumé bei OLTMANNS 1904, S. 603) zeigte dann zuerst für *Polysiphonia* — und das wurde später auch auf andere Florideen ausgedehnt —, wie hier die „Pericentralzellen" miteinander in sehr eigenartiger Weise durch „sekundäre Tüpfel" in Verbindung treten. Dazu muß ein Kern einer Pericentrale nach der Zellbasis wandern, sich hier teilen und eine Wand zwischen den beiden Tochterkernen bilden, in der nun der große „Tüpfel" sichtbar wird. Die kleine dreieckige Tochterzelle, die so von der Mutterzelle abgeschnitten wird, schiebt sich immer mehr gegen die nächst untere, bis sie mit ihr verschmilzt und diese Zelle zweikernig macht. Endlich stellen sich ihre beiden Nuclei in ihr „symmetrisch" auf.

Lösung der Zellwände im Bereich der Fortpflanzungsorgane kommt zunächst in ausgedehntem Maße in den Sporangien der Pteridophyten

und auch in vielen Antheren der Blütenpflanzen vor. Es handelt sich da um die sogenannten „Periplasmodien" (HANNIG 1911 a, b, hier die Literatur). STRASBURGER (1882 a) hat diese Erscheinung zuerst beschrieben, aber sie wurde von ihm und anderen in ihrem Vorkommen überschätzt. Speziell bei den Angiospermen sind es nur wenige Gruppen, bei denen die Tapetenzellen so eigenartig zusammenfließen, nämlich unter den Monocotylen die Helobiae (CAMPBELL 1897, 1898, ROSENBERG 1901 a und b, MURBECK 1902 b, HOLMGREN 1913, TISCHLER 1915 a, SUESSENGUTH 1920), die Araceen (STRASBURGER 1882 a, CALDWELL 1899, CAMPBELL 1900, DUGGAR 1900, JUEL 1915, PICKET 1915, 1916) und die Commelinaceen (TISCHLER 1915 a, s. Fig. 29 u. 143). Bei Dicotylen haben wirklich ausgesprochene Periplasmodien, so weit bisher bekannt, gar nur einzelne Balanophoraceen, Caprifoliaceen, Dipsacaceen, Valerianaceen und Compositen (JUEL 1915, DAHLGREN 1920, UMIKER 1920).

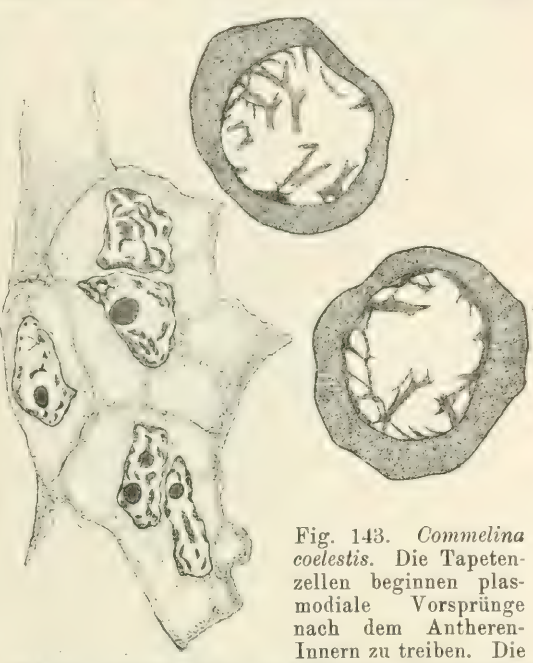


Fig. 143. *Commelina coelestis.* Die Tapetenzellen beginnen plasmodiale Vorsprünge nach dem Antheren-Innern zu treiben. Die Wände zwischen ihnen in Auflösung. Beginn des Periplasmodiums. Rechts zwei Pollen-Mutterzellen Vergr. 1200. (Nach TISCHLER.)

Ansätze zu Periplasmodien sind aber auch in vielen anderen Monokotylen- und Dicotylen-Familien genugsam gemacht (STRASBURGER 1882 a, OSTERWALDER 1910, TISCHLER 1915 a, JUEL 1915 usw.). Von der charakteristischen Veränderung der Kernform hörten wir schon oben (S. 22, 127). Das Einwandern der Cytoplasmamassen zwischen die heranwachsenden Sporen geht ganz allmählich vor sich. Die Kerne bleiben meist in einem gewissen Abstande vom Randplasma zurück. Schließlich, wenn alle Höhlungen mit Tapetenplasma ausgefüllt sind, ist auch die Lage der Kerne eine sehr gleichmäßige geworden.

Wir haben auch bereits (S. 127) von der interessanten Analogie zu diesem Antheren-Periplasmodium gesprochen, die BALLY (1916) für den Nucellus von *Evonymus europaea* aufdeckte. Wenn der Embryosack degenerierte, konnte dies Plasmodium selbst in den nun entstandenen Hohlraum einwandern und hier eine Anordnung nehmen, die an einen jungen „Embryosackwandbeleg" erinnerte. Ja, nachträglich konnte sich das Plasma durch Ausscheidung von Wänden zwischen den Kernen zu einer Art „sekundären Gewebes" umgestalten.

Auch sonst zeigen sich öfters während des Wachstums des Angiospermen-Embryosacks in den Nucellus hinein in letzterem Lösungserscheinungen der Wände. Solches konnte ich (TISCHLER 1912) schön

bei *Musa* beobachten, und es war mir von Interesse, daß die Lösung selbst dann sich einfand, wenn das Wachstum des Embryosacks sistiert war. Das vielkernige Plasmodium, das nun hier im Nucellus auftrat, konnte noch längere Zeit am Leben bleiben. WÓYCICKI (1907b) hatte für *Tropaeolum maius* nach Lösung der Zellwände ein häufig stattfindendes Zusammenrücken der Kerne und ihre Verschmelzung gesehen. Es ist wohl kein Zweifel, daß die Erscheinung häufiger ist; so sah ich sie abgeschwächt neuerdings auch bei *Lythrum Salicaria* (TISCHLER 1917a). Mit die sonderbarsten Bildungen aber ergeben sich unzweifelhaft bei den Podostemaceen (WENT 1908, 1910, W. MAGNUS 1913). Hier bildet sich aus dem Teile des Nucellus, in dem sich die Wände lösen, gar eine Art „sekundärer Embryosack", in dem sich die Kerne wieder wie in einem echten Embryosack verhalten können. Bei *Hydrobrium olivaceum* können sie aber nach W. MAGNUS fest aneinander gepreßt werden und so einen „fast traubenförmigen Körper" bilden (Fig. 144). Ein anderes Mal liegen sie durch etwas Plasma getrennt nebeneinander. Bei *Farmeria metzgeroides* fand MAGNUS im Gegensatz dazu die Nuclei nur in Gruppen von 2 oder 3 vereinigt. Er schreibt übrigens den Syncytien hier die Rolle zu, die sonst häufig die Antipoden übernehmen, nämlich die dem jungen darüber liegenden Embryosack zufließenden Stoffe zu verarbeiten.

Im Grunde liegt schon manchmal eine ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Wandauflösung bei den Gymnospermen mit „spongy tissue" vor (S. 127). Ich erinnere da besonders an die Angaben von FR. G. SMITH (1910) für *Zamia floridana*, bei der die Nuclei in der plasmodialen Masse anscheinend noch längere Zeit gut erhalten bleiben.

Gelöst werden zuweilen auch die Wände im wachsenden Endosperm, wo nachträglich ein Teil „haustoriale Funktion" übernimmt (DE BRUYNE 1906 für *Phaseolus*), gelöst werden ebenso die Wände in manchen Embryosuspensoren (GUIGNARD 1881b, S. 109 für *Lupinus*) und Embryonen (s. z. B. bei *Dioon* CHAMBERLAIN 1910a). Und phylogenetisch ist von Interesse, daß neben solchen sekundären Syncytien sich auch bei nahen Verwandten von vornherein primäre Syncytienbildung zeigt, d. h. also die Wände überhaupt unausgebildet bleiben.

Charakteristische Lösungen finden sich ferner in manchen Pollenkörnern, und wenngleich es sich nur um Lösung von Plasmawänden handelt, verschwinden doch dabei die Zellgrenzen und die Kerne erfahren eine andere Verteilung. Das sieht man zuweilen im Pollenkorn der Angiospermen, wodurch dieses 2—3kernig, ja selbst infolge wiederholter Teilungen mehrkernig werden kann (s. die Zusammenfassung bei SCHÜRHOFF 1919b). Weit charakteristischer aber verhält sich der Gymnospermen-Pollen mit seinen „rudimentären" Prothalliumzellen. Für Araucarineen und Podocarpineen[1]) liegen solche in beträchtlicher Zahl vor (zuerst beobachtet von THIBAUT 1896, S. 177, sodann seien LOPRIORE

[1]) Gewöhnlich glaubt man diese beiden Coniferen-Gruppen systematisch weit getrennt (s. z. B. ENGLER und GILG 1919, S. 110ff.). Demgegenüber machen JEFFREY und CHRYSLER (1907) darauf aufmerksam, daß vielleicht doch systematische Verwandtschaft vorliegen könne. Und NORÉN (1908) meint in der Gattung *Agathis* einerseits, *Saxegoethea* andererseits solche „Bindeglieder" sehen zu dürfen. — Der abnorme Fall, den JUEL (1904a) für *Cupressus Goweniana* beschrieb, gehört wohl nicht hierher. Er ist vielmehr wie die normale Entwicklung bei *Microcycas* (CALDWELL 1907) zu bewerten.

1905 sowie JEFFREY und CHRYSLER 1907 hervorgehoben, Résumé bei COULTER und CHAMBERLAIN 1910). LOPRIORE zeigte für *Araucaria*, daß die freigewordenen Prothalliumkerne im auswachsenden Pollenschlauch sich in einen ganz regelmäßigen Abstand einstellen können. Und SINNOTT (1913) bildet für *Podocarpus* Analoges ab. In andern Fällen (z. B. STILES 1912 für *Podocarpus*) war die Kernverteilung freilich weit weniger regelmäßig.

Auch die Plasmawände zwischen den Abkömmlingen einer Embryosackmutterzelle können sich öfter lösen (vgl. schon S. 222 u. Fig. 135). So wird der Embryosack unter Umständen zu einem „zusammengesetzten". Zuerst wurde das exakt wohl von WIEGAND (1900) für *Convallaria majalis* beobachtet, seitdem ist es gerade für Liliifloren öfters beschrieben worden (s. das Résumé bei PALM 1915 und Kap. 9b). Die alten Vorstellungen von VESQUE (1879) sind so auf „Umwegen" wieder modernisiert, wenngleich dessen tatsächliche Beobachtungen völlig irrig waren. Näher können wir indes hier auf die damit im Zusammenhang stehenden Fragen nicht eingehen.



Fig. 144. *Hydrobrium olivaceum*. Kerne in der Nucellarhöhle eng aneinander geschmiegt. Vergr. ca. 1550. (Nach W. MAGNUS.)

Von „pathologischen" Fällen möchte ich noch an die Lösungserscheinungen erinnern, die unter dem Einfluß bestimmter gallenerzeugender Organismen zustande kommen. Vielkernige Syncytien können so z. B. bei Infektion von Chytridiaceen auftreten (KUSANO 1907b, 1909b, BALLY 1911, O. T. WILSON 1920 usw.). Eine „siebartige" oder selbst eine völlige Lösung der Zellwände beschrieb auch P. MAGNUS (1901) für *Urophlyctis*-Arten. Bei *Ur. Rübsaameni* werden die Zellwände von *Rumex scutatus* fast ganz resorbiert, bei *Ur. pulposa* und *maior* dagegen nur gitterartig durchbrochen. Aber es degenerierte dann auch alsbald der Inhalt. Und so wäre das Phänomen in unserem Zusammenhange ebensowenig zu besprechen wie die von W. MAGNUS (1914) in tierischen Gallen beobachteten „Lösungen". Denn auch hier wird radikale Zerstörung des gesamten Wirtsprotoplasten erfolgen. Für tierische Gallen sei aber nochmals (vgl. oben S. 177) auf die Beobachtung von NĚMEC (1911a) aufmerksam gemacht, daß nach Infektion der *Beta*-Wurzeln von *Heterodera Schachtii* die Wände sich nur teilweise wie bei *Urophlyctis* lösen. Durch diese Öffnungen konnten ja selbst die Kerne der Nachbarzelle hindurchwandern. Und daran dürfen wir die neuerlich von BURGEFF (1920a u. b) bekannt gegebenen überaus merkwürdigen Lösungserscheinungen von Zellwänden in einigen Pilzgallen anknüpfen.

In den *Chaetocladium*-Gallen auf *Mucor* verschwindet nämlich nicht nur die trennende Wand zwischen Parasit und Wirtszelle, sondern durch Kernwanderungen erhalten wir ein völlig einheitliches Syncytium mit zweierlei Sorten von Kernen. Mit andern Worten: es kommt zur Bildung von natürlichen „Mixochimären". Die „Galle" wird dabei eigentlich von dem *Chaetocladium* gebildet, und die *Mucor*-Kerne wandern in sie sekundär ein. BURGEFF glaubt, daß dabei den *Chaetocladium*-Kernen, die als „Pioniere" in die abgegliederte *Chaetocladium*-Spitze, die „Schröpfkopfzelle", wandern, die Aufgabe zufällt, die trennende *Mucor*-Membran zu lösen und die Plasmamembran für den Durchgang der benötigten Stoffe permeabel zu machen. Von den enzymatischen Leistungen der Kerne haben wir ja so oft gesprochen, daß uns diese Vorstellung ohne weiteres einleuchtet. Bei *Parasitella simplex* auf *Mucor* verhält sich die Gallenbildung selbst ebenso, die Differenzen gegenüber *Chaetocladium* beziehen sich auf deren Verbindung mit den übrigen Teilen des *Parasitella*-Mycels und in der Aufspeicherung der Reservestoffe. Bei *Chaetocladium* befinden sich diese nämlich in der Galle selbst, bei *Parasitella* dagegen in einem hinter diesem gelegenen blasenförmig angeschwollenen Myceelteil, der sogen. „Pseudoazygospore".

Der Angabe von GRÄPER (1914), nach der in tierischen vegetativen Geweben eine Zellfusion, die zur Syncytiumbildung führt, meist als reine Alterserscheinung anzusehen ist, können wir für pflanzliche Gewebe nicht ohne weiteres beipflichten. Selbst die Fälle, wie sie bei der Bildung der „Auxiliarzellen" von Florideen beschrieben sind (HASSENKAMP 1902, S. 78, Résumé OLTMANNS 1904, S. 727, BONNET 1914, S. 78), in denen es nach Lösung von Zellwänden zur Bildung einer „plurinucleären Placenta" kommt, dürfen wir so nicht rubrizieren, denn mit Fug und Recht kann man ihnen den gleichen „Drüsencharakter" beilegen wie etwa den Periplasmodien.

Höchstens wird man die sonderbare Erscheinung, von der RICHTER (1909) für die Diatomee *Nitzschia putrida* spricht, hier zu nennen haben. RICHTER beobachtete nämlich, wie in alten Kulturen scheinbar aus inneren Ursachen, in jüngeren bei Nahrungsmangel und anderen ungünstigen Außenfaktoren die Membranen durch das Eigenplasma (resp. die Kerne) gelöst werden und wie die Plasmen dann als Plasmodien heraustreten und fusionieren.

---

5. Die typische Kernteilung

a) Allgemeines über die Auslösung der Mitosen

Inhalt: Historisches. Bedingungen des Eintritts der Kernteilungen, spez. R. HERTWIGS Vorstellungen darüber. Annahme besonderer „Reizstoffe". Synchronismus der Teilungen in mehrkernigen Zellen. Die „Teilungswelle". Typische Heterochronie der Mitosen. „Furchungsteilungen." Die Inaktivität der Kerne und das Aufhören weiterer Teilungen. Beeinflussung der Mitosen durch Außenfaktoren. Beziehungen der Kernteilungen zur äußeren Gestaltung der Organe. Beziehungen zur Reizphysiologie.

Wir haben bisher nur den „ruhenden" Zellkern behandelt, wobei wir uns freilich überzeugen mußten, daß dabei an eine wirkliche Ruhe nicht zu denken ist, solange die Zelle funktioniert. Aber wir meinten mit diesem Terminus ja auch nur, dem allgemeinen Sprachgebrauch in

der Biologie folgend, den Gegensatz zu dem sich teilenden Kern. Und da wollen wir uns jetzt die Frage vorlegen: Wann gibt der Nucleus, als Ganzes betrachtet, seine Individualität auf und wodurch wird es ermöglicht, daß an Stelle eines Kernes deren zwei auftreten? Wie spielen sich die Umformungen ab, die während der Phase der „Kernteilung“ zu beobachten sind? Wir berühren damit einen Abschnitt der Karyologie, der in morphologischer Hinsicht zu den bestbekannten und auch zu den dankbarsten gehört, und ungezählte Arbeiten haben sich mit den sonderbaren Bildern beschäftigt, seit A. SCHNEIDER (1873) an einem zoologischen Objekte den komplizierten Verlauf im wesentlichen klargestellt hatte. Die ältere Anschauung war nämlich die gewesen, daß die Kerne sich völlig im Cytoplasma auflösen (SCHLEIDEN 1838, s. auch oben S. 2 und HEIDENHAIN 1899 u. 1907, S. 8) und neue, gewissermaßen wie Kristalle in einer Mutterlauge, aufschießen, um dann allmählich bis zur Größe des aufgelösten zu wachsen. Noch einer der Führer zeitgenössischer Botanik, der Heidelberger Forscher W. HOFMEISTER hat 1867 in seinem Handbuch (S. 80) ausdrücklich gesagt: „Die Bildung des Zellkerns läßt sich auffassen als die Trennung der eiweißreichsten Teile des Protoplasmas von dessen übriger Substanz und als das Zusammentreten dieser Teile im Innern des Protoplasmas zu einem sphaeroidischen Ballen oder Tropfen.“ Und trotzdem hatte er selbst schon fast 20 Jahre vorher (1848, Taf. XIV Fig. 27 b, s. a. 1849, 1861, S. 632, 634) die ersten Figuren der Kernteilung in seinen Präparaten (Pollen-Mutter-Zellen und Staubfadenhaare von *Tradescantia*) gehabt und sie so abgebildet, daß wir noch heute die betreffenden Stadien identifizieren können. Freilich hatte er irrtümlicherweise gemeint, nur eigenartige „Gerinnungsphänomene“ vor sich zu haben, die mit den Bildern der lebenden Zelle nicht entfernt übereinstimmten[1]).

Nur für gewisse Fälle, in erster Linie für die Furchung der tierischen Eier, sprach dann REMAK (1852) den Satz aus, daß neue Kerne unmittelbar aus den alten durch Teilung hervorgingen. Diese Teilung sollte aber in einfacher Streckung und Durchschnürung der Nuclei in der Mitte bestehen, so ungefähr, wie sich die Plastiden teilen. Von den Botanikern wurde jedoch selbst diese Fassung, soweit ich sehe, nirgends angenommen (vgl. die Ausführungen von SHARP 1921, S. 8 ff.).

Der nächste Autor, der nun bereits fast der Wahrheit sich näherte, war E. RUSSOW (1872). Ihm fiel nämlich an den Sporen-Mutterzellen von *Marsilia*, *Ophioglossum*, *Equisetum* und *Lilium* auf, daß zwar die äußeren Contouren des Nucleus verschwinden, aber dafür „in dem bisher sehr feinkörnigen Protoplasma zahlreiche größere Körner“ auftreten, die sich zu einer „Stäbchenplatte“ anordnen. Er will auch schon auf eine nahe Beziehung dieser zum Kern, wenn nicht gar schon auf ihre Bildung aus dem Nucleus, schließen. Und er opponiert direkt gegen W. HOFMEISTER, der hier Artefakte zu sehen glaubte. Immerhin eine lückenlose Beschreibung aller Stadien vom Ruhekern bis wieder zu den Ruhekernen vermochte auch er noch nicht zu geben, und in seinem Aufsatze 1875 zeigte er, wie weit er noch von der Wahrheit entfernt war. Diese

[1]) W. HEIDENHAIN (1907, S. 7) meint, daß vor W. HOFMEISTER schon H. v. MOHL 1839 bei Sporen-Mutterzellen von *Anthoceros* Kernteilungsstadien gesehen und abgebildet habe. Ich kann jedoch nicht finden, daß an diesen Bildern die charakteristischen Stadien zu erkennen sind (vgl. MOHL 1845 a).

wenigstens prinzipiell zuerst erkannt zu haben, ist unzweifelhaft das Verdienst des Gießener Zoologen A. SCHNEIDER (1873). Er beobachtete nämlich an einem Plathelminten, und zwar an *Mesostomum Ehrenbergii*, während des Furchungsprozesses folgende Umformungen. Der Kern „beginnt sich zu verändern. Seine Umrisse verschwinden scheinbar und es bleibt nur der Kernkörper sichtbar. Allein auf Essigsäurezusatz waren auch die Umrisse des Kernes sichtbar, und zwar erscheinen sie vielfach gefaltet und verbogen. Endlich verschwindet auch der Nucleolus und der ganze Kern hat sich in einen Haufen feiner, lockig gekrümmter, nur auf Zusatz von Essigsäure sichtbar werdender Fäden verwandelt. An Stelle dieser dünnen Fäden treten endlich dicke Stränge auf, zuerst unregelmäßig, dann zu einer Rosette angeordnet, welche in einer durch den Mittelpunkt der Kugel gehenden Ebene (Äquatorialebene) liegt. Dem Anschein nach bilden diese Stränge den Umriß einer flachen, vielfach eingebuchteten Blase, indes überzeugt man sich bei genauerer Ansicht, daß ihr Contour an den inneren Winkeln der Zipfel vielfach unterbrochen ist. Die in dem Ei befindlichen Körnchen haben sich in Ebenen gruppiert, welche sich in einer senkrecht auf die Äquatorialebene und in deren Mittelpunkt stehenden Linie schneiden . . . . Durch Zusatz von Essigsäure heben sie sich kräftig ab. Wenn die Zweiteilung beginnt, haben sich die Stränge vermehrt und so geordnet, daß ein Teil nach dem einen Pol, der andere nach dem anderen sich richtet. Endlich schnürt sich das Ei ein und die Stränge treten in die Tochterzellen . . . Diese Beobachtungen zeigen uns zum ersten Mal deutlich, welche umständliche Metamorphose der Kern . . . bei der Zellteilung eingehen kann". Ganz Analoges sah SCHNEIDER auch bei den Teilungen der Spermatozoid-Mutterzellen. Aber wie es so oft schon bei Entdeckungen von größerer Tragweite gegangen ist — man denke nur an das Auffinden der „Spaltungsregel" bei Hybriden durch MENDEL —: der unglückliche Zufall, daß die erste Beschreibung in einer nur wenigen zugänglichen Zeitschrift stand, ließ kaum einen der namhaften Forscher von SCHNEIDERS Funden Notiz nehmen. Und erst als STRASBURGER und BÜTSCHLI im Jahre 1875 gleichzeitig die Phänomene der Kernteilung an pflanzlichen und tierischen Zellen neu entdeckt hatten, wurde deren Kenntnis Gemeingut.

Ersterer berichtet noch eingehender in seinem historischen Rückblick (STRASBURGER 1906) über die Art und Weise, wie er fast zufällig zur Entdeckung der Kernteilungen bei den befruchteten Eiern der Coniferen kam. „Ich hatte mich entschlossen, gegen die in der Botanik geltende Vorschrift, daß man den Zellinhalt nur lebend untersuchen dürfe, zu verfahren und die Eier der Coniferen mit Alkohol zu härten, damit sie sich schneiden und auch freilegen ließen. Innerhalb der aus den Eiern hergestellten Längsschnitte befanden sich solche, welche Zustände von Kernteilungen enthielten, im besonderen jenes bezeichnende Stadium, das den Kern in Gestalt einer Spindel uns vorführt." In seinem Buche „Zellbildung und Zellteilung", das 1875 in erster, 1876 schon in zweiter Auflage vorlag und das eigentlich erst die Geburt pflanzlicher Karyologie als besonderer Wissenschaft überhaupt bedeutet, schildert er uns nun jene Phänomene genauer. Wir wollen auch diese Beschreibung mit des Verfassers eigenen Worten anführen, um zu zeigen, um wie viel besser sie schon ist als die A. SCHNEIDERS (1875,

S. 210—211). „Der Zellkern vergrößert sich zunächst, dann bildet sich ein Gegensatz zwischen zwei opponierten Stellen seiner Oberfläche aus. . . . Dieselben flachen sich ab, treten in Wechselwirkung und beginnen sich abzustoßen, so zwar, daß der ganze Zellkern in seinem Innern streifig differenziert erscheint und daß die Streifen in kontinuierlichen Linien von einem Pole zum anderen verlaufen, um so stärkere Kurven beschreibend, je mehr sie sich von einer idealen, die Mittelpunkte der beiden Pole verbindenden Linie seitlich entfernen. Eine von den beiden Polen abgestoßene Substanz sammelt sich zu einer Platte im Äquator der Fäden an. Diese Kernplatte ist selten kontinuierlich, besteht vielmehr meist aus einer Schicht getrennter Stäbchen oder Körner . . . Diese Veränderungen im Innern des Zellkernes haben auch eine Veränderung in der Lagerung der denselben umgebenden Strahlen des körnigen Protoplasmas zur Folge, wie das an tierischen Eiern besonders deutlich zu sehen war. Die ursprüngliche Anordnung schwindet, während eine neue radial zu den neuen Polen des Zellkerns sich geltend zu machen beginnt . . . Wie wir aber weiterhin beobachtet, vollzieht sich die Trennung der beiden Kernhälften innerhalb der Kernplatte, die sich gleichsam spaltet, so zwar, daß ihre zu einander parallelen Seitenflächen auseinander zu weichen beginnen, während ein medianer Teil der Platte zu fadenförmigen Strängen ausgedehnt wird. Es ist, als wenn unter dem Einfluß der beiden Pole auch der Kernfläche eine Polarität induziert würde und nun ihre beiden Seitenflächen sich voneinander abstoßen möchten."

Gleichzeitig hatte zwar auch TSCHISTIAKOFF (1875) in der „Botanischen Zeitung" Kernteilungsvorgänge an Pollen- und Sporen-Mutterzellen beschrieben. Aber neben richtigen Abbildungen finden wir hier so viel Unzutreffendes damit vermischt, daß der harte Tadel, den STRASBURGER (1906, S. 6—7) über die Arbeit fällt, uns nur zu gerechtfertigt erscheint.

Dagegen darf BÜTSCHLI (1875, 1876) sicherlich ebenso wie STRASBURGER die Ehre der Wiederentdeckung der Kernteilung beanspruchen. Denn unabhängig von seinem botanischen Zeitgenossen beschrieb er für die Eier von Nematoden, in den Hauptzügen ganz korrekt, die Gliederung eines „spindelförmigen Körpers", der eine deutliche längsfaserige Struktur zeigte, das Auftreten „dunkelglänzender Körner" im Äquator der neuen Figur, deren Spaltung in zwei Teile und ihr schließliches Auseinanderrücken nach den Polen.

Uns später lebenden Biologen erscheint es fast unverständlich, daß diese gleichzeitigen und im wesentlichen gleichlautenden Beschreibungen und Abbildungen nun nicht sofort die Bahn für ein Verständnis der Bedeutung dieser Vorgänge freimachten. Aber es bedurfte noch langer Kämpfe, bis bei den Botanikern die Überzeugung durchdrang, daß *stets* auf diese Weise ein Kern aus dem anderen sich bildete[1]), und bei den Zoologen, daß das für allgemeingültig gehaltene „REMAKsche Schema" nur für Ausnahmefälle zu Recht bestände. Ja STRASBURGER selbst war zunächst noch nicht davon überzeugt, daß der von ihm gesehene Modus der Kernteilung durchweg Gültigkeit haben sollte. In seiner schon

[1]) v. HANSTEIN (s. z. B. 1879) hatte dies freilich aus theoretischen Gründen schon lange vor dem definitiven Beweis angenommen und in seinen Vorlesungen gelehrt.

mehrfach genannten historischen Übersicht (1906, S. 10) können wir näheres darüber lesen und finden, daß er noch in den Embryosäcken der Angiospermen wie in den Eiern der Gymnospermen und in den Asci der Ascomyceten anfangs die Kerne „aus verdichtetem Protoplasma" hervorgehen ließ. Erst im Jahre 1879b löste er sich ganz von diesen Gedanken los und bewies auch hier die Gültigkeit der komplizierten Entstehung der neuen Kerne aus den Teilen der alten[1]).

Vor allem opponierten die Gegner der neuen Lehre immer damit, daß STRASBURGER und seine Anhänger nur Artefakte beschrieben hätten. Denn gerade die besten Resultate und die klarsten Zeichnungen waren dann zu gewinnen, wenn die Präparate zuvor „fixiert" waren. Es störte diese Forscher auch nicht, daß als Fixierungsmittel fast durchweg Alkohol genommen war, der außer einer leichten Kontraktion keine weitergehenden Umformungen der lebenden Substanz bewirkte. Denn man wußte damals noch nicht, daß die Ausfällungen der gelösten Stoffe das mikroskopische Bild hier nicht wesentlich veränderten. Es war bei dem Kampf wohl mit etwas uneingestandene Animosität der führenden Fachgenossen gegen die „Neuerungssucht der Jugend". STRASBURGER selbst erwähnt als Hauptbeschützer der jüngeren Botaniker nur den genialen A. DE BARY, der noch 1877 auf dem internationalen Botaniker-Kongreß zu Amsterdam STRASBURGERS Präparate besonders in Schutz nehmen mußte. Dagegen hat der congeniale W. HOFMEISTER wohl bis an sein Lebensende der ganzen neueren cytologischen Richtung feindlich gegenüber gestanden.

Es war die Wichtigkeit des Gegenstandes, die uns dazu brachte, diese historischen Darlegungen in etwas weiterem Umfange vorzunehmen, als wir das sonst in unserem Handbuch zu tun pflegen. Und es ist uns auch unmöglich, im folgenden die historische Darstellung beizubehalten. Nur einzelne Phasen der Weiterentwicklung seien hervorgehoben. Zunächst die Tatsache, daß TREUB (1878) für Samenanlagen von Orchideen und bald nach ihm LUNDSTRÖM (1879) und STRASBURGER (1879c) für Staubfadenhaare von *Tradescantia* die Kernteilung auch an lebenden Objekten zu verfolgen lernten und damit unwiderleglich bewiesen, daß die Gegner im Unrecht waren, die nur Absterbe-Erscheinungen und verschiedene Formen der Gerinnung zu sehen glaubten. Dann aber war es insbesondere die Tätigkeit eines Zoologen, nämlich die des Kieler Anatomen FLEMMING, der die Einzelheiten der Kernteilung ganz klar verstehen lehrte und der auch eine brauchbare Nomenclatur für die einzelnen Phasen und Strukturen schuf. Er stand vielfach noch in Opposition zu STRASBURGER, aber Schritt für Schritt gab dieser nach und behielt nur in unwesentlicheren Dingen, insbesondere in der Frage der Beteiligung des Cytoplasmas bei der Kernteilung, recht, sofern beide Forscher differierten. Diejenige Tatsache, die wir heutzutage als den Sinn der „Mitose" ansehen, wie FLEMMING (1882, S. 376) die Kernteilung getauft, oder der „Karyokinese", wie sie SCHLEICHER (1878) zu nennen vorgeschlagen hatte, nämlich die Längsspaltung der einzelnen Abschnitte, in die der Kern zerfällt, der „Kern-

[1]) Aber selbst noch 1884d und 1885 mußte er für gewisse Embryosäcke (Daphne) ausdrücklich nachweisen, daß die neuen Kerne hier auch nur durch Teilung und nicht durch freie Bildung entstehen!

fäden" (PFITZNER 1881), „Kernsegmente" (FLEMMING 1879, 1882) oder „Chromosomen" (WALDEYER 1888, S. 27), hat jedenfalls FLEMMING (1879) zuerst entdeckt. VAN BENEDEN (1883) stimmte ihm für tierische Zellen, GUIGNARD (1883) sowie ein Schüler STRASBURGERS: HEUSER (1884) für pflanzliche zu, während STRASBURGER selbst anfangs noch nichts davon wissen wollte. VAN BENEDEN (1883) erkannte als erster klar, daß von den beiden Hälften eines Chromosoms die eine für einen, die andere für den anderen Tochterkern bestimmt ist, und ROUX (1883) hatte den genialen Gedanken ausgesprochen, daß diese Längsspaltung wohl deshalb notwendig wäre, weil nur so eine qualitative Gleichheit der beiden Tochterkerne zu erreichen sei. Dieser Gedanke, logisch verknüpft mit der Annahme einer bestimmten Zahl von Chromosomen (RABL 1885, TH. BOVERI 1887, s. Kap. 9a) sowie der Vorstellung einer qualitativen Ungleichheit der hintereinander liegenden Teile eines jeden Chromosoms wie der Chromosomen untereinander (TH. BOVERI 1902, 1909 usw.), hat dann erst den Ausbau der Ideen WEISMANNS (1885, 1892, 1913) über die Architektonik des „Keimplasmas" ermöglicht. Und hierauf können wir dann — freilich nach mancherlei Irrwegen — unsere moderne Erblichkeitslehre aufbauen, die in der Gegenwart ihren Siegeszug feiert und ihre „nur physiologisch orientierten" Widersacher jetzt endgültig zu besiegen im Begriffe ist . . .

Doch wir verlieren uns. Aber reizvoll erschien es uns, bevor wir zu einer eingehenden Besprechung der Kernteilungsvorgänge, losgelöst von historischen Rücksichten, kommen, der Begründer moderner Forschung zu gedenken und auszusprechen, wie viel wir diesen anfänglichen Beobachtungen und Deutungen im Grunde schon verdanken. Wer sich eingehender mit der Geschichte der Mitose befassen will, findet bei FLEMMING (1882), WALDEYER (1888), STRASBURGER (1906), O. HERTWIG (1918) und SHARP (1921) reiche und objektive Nachweise.

Die erste Frage wird für uns jetzt sein, die Bedingungen kennen zu lernen, unter denen überhaupt ein Kern in Teilung tritt. Exakt vermögen wir sie zwar noch nicht aufzudecken, aber wir besitzen wenigstens eine ansprechende Problemstellung, die von R. HERTWIG (1903a, 1908) herrührt. Erinnern wir uns einmal seiner Ausführungen über die „Kernplasmarelation" (s. oben S. 102) und ihrer wechselnden Größe in verschiedenen Zellen. Wir müssen jetzt hinzufügen, daß auch die Mengenverhältnisse der Kern- und Plasmasubstanzen während des Verlaufs einer jeden Zellgeneration stark wechseln. Zunächst ist relativ viel Karyoplasma vorhanden, aber dann wächst die Menge des Cytoplasmas stärker als die des Kerns, der nur ein geringes „funktionelles Wachstum" zeigt. So wird das Mißverhältnis zwischen beiden immer größer.

Eingeleitet könnte solch Wachstum durch eine Hydratation der Plasmakolloide werden, im Sinne von BOROWIKOW (1914) oder M. H. FISCHER u. HOOKER (1916). Alle Stoffe, die die Hydratation der Sole beschleunigen, befördern auch das Wachstum und umgekehrt. Es kann sich dabei aber nicht nur um einfache Quellungen handeln, sondern wir haben auch chemische Bindung mit den Eiweißmolekeln („Solvation") anzunehmen. Zu untersuchen wäre etwa, weshalb Cytoplasma- und Kern-Kolloide in den verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung verschieden starke Hydratation und Solvation zeigen, wie also

das „Primärstadium" des Wachsens (FISCHER und HOOKER) zustande kommt. Unter anderem könnte eine Erhöhung der Permeabilität der Plasmamembran für Wasser, wie sie z. B. nach der Befruchtung (für Seeigeleier) nachgewiesen ist, der erste Anstoß sein (s. LILLIE 1916, vgl. a. SPEK 1918b, 1920). Und BECHHOLD (1919, S. 287ff.) weist darauf hin, daß Oxydationsprozesse die Quellungen mächtig steigern. Ferner lesen wir bei diesem Autor, daß in einem späteren Stadium die Quellung wieder zurückgeht und der Eintritt „fester" durch Assimilation gebildeter Substanz in den Vordergrund kommt, die relativ weniger Wasser bindet.

Indes sind alle spezielleren Vorstellungen wohl noch zu früh, und wir wollten nur einige der Möglichkeiten aufzeigen, mit deren Hilfe wir das ungleichartige Wachsen von Kern- und Cytoplasmakolloiden vielleicht einmal kausal werden verstehen können.

Hat die nach R. HERTWIG infolge solch ungleichmäßiger Substanzzunahme hervorgerufene „Kernplasmaspannung" eine gewisse Größe erreicht, so beginnt sich nach dem Münchener Forscher nun umgekehrt der Kern auf Kosten des Cytoplasmas zu vergrößern: das „Teilungswachstum" des Kerns beginnt und es kommt zur Mitose. Durch sie wird dann die „Kernplasmanorm" wieder hergestellt. Beweise sucht HERTWIG aus dem Vergleich von Zellen, deren Kerne sich aus verschiedenen „Chromosomen"-Mengen zusammensetzen. Relative Zunahme der Kernsubstanz müßte Verlangsamung des Teilungsbeginns, relative Abnahme seine Beschleunigung zur Folge haben. Und das ist in der Tat so. Außer zoologischen Beispielen, die wir hier nicht diskutieren wollen, wären insbesondere die Versuche und Messungen GERASSIMOFFS (siehe oben S. 144 die Literatur) zu nennen, dessen doppelkernige und doppelwertige Zellen wir früher bereits kennen lernten. Bemerkenswert ist die Übereinstimmung mit dem russischen Forscher, der (1902, S. 258) den Satz aussprach: „Das Eintreten der Teilung des Kernes und der Zelle hängt sowohl von äußeren als auch von inneren Ursachen ab und wird bei der Gleichheit der übrigen Bedingungen wahrscheinlich durch den Moment bestimmt, in dem das Verhältnis der Masse des Protoplasmas und der Chlorophyllbänder zur Kernmasse eine gewisse Grenzhöhe erreicht hat." Und ebenso hatte bereits H. WINKLER (1901b) für die „merogonen" Keimlinge von *Cystosira barbata* gesehen, daß sie sich entsprechend langsamer teilen als die normalen. Relativ hatte hier offenbar die Kernsubstanz zugenommen, da die ♂ Kerne auch schon mit Stücken copulieren konnten, die weniger als die Hälfte des Eizellplasmas entwickelten. Würde das ganze ♀ Plasma zur Verfügung gestanden haben, so hätte sich natürlich umgekehrt die Teilung schneller abspielen müssen.

Ob neben diesen rein quantitativen Differenzen, die durch das Alter der Zelle gegeben sind (vgl. auch STÅLFELT 1919, S. 69 und die hier angegebene Literatur) bei der normalen Kernteilung auch noch qualitative eine Rolle spielen, wissen wir nicht[1]). Daß solche aber zur Erklärung „ungewöhnlicher" Teilungen absolut unerläßlich sind, hat wohl — jedenfalls für die Pflanzenzellen — als erster HABERLANDT (1913, 1914a)

[1]) DRIESCH (1909b, S. 57) sagte jedenfalls schon vor langem von R. HERTWIGS Begründung: „Man sieht nicht ein, daß es gerade zur Teilung kommen muß."

bewiesen. Es mußte auffallen, daß in Zellen mit den allerverschiedensten „Kernplasmaspannungen“ Mitosen eintreten können. Und der genannte Forscher zeigte nun, daß bei Gegenwart resp. bestimmter Konzentration gewisser „Reizstoffe“ oder „Hormone“ stets Teilungen ausgelöst werden. Solche konnte er wie sein Schüler LAMPRECHT (1918) z. B. aus dem Phloem der Leitbündel „isolieren“, und solche wies er

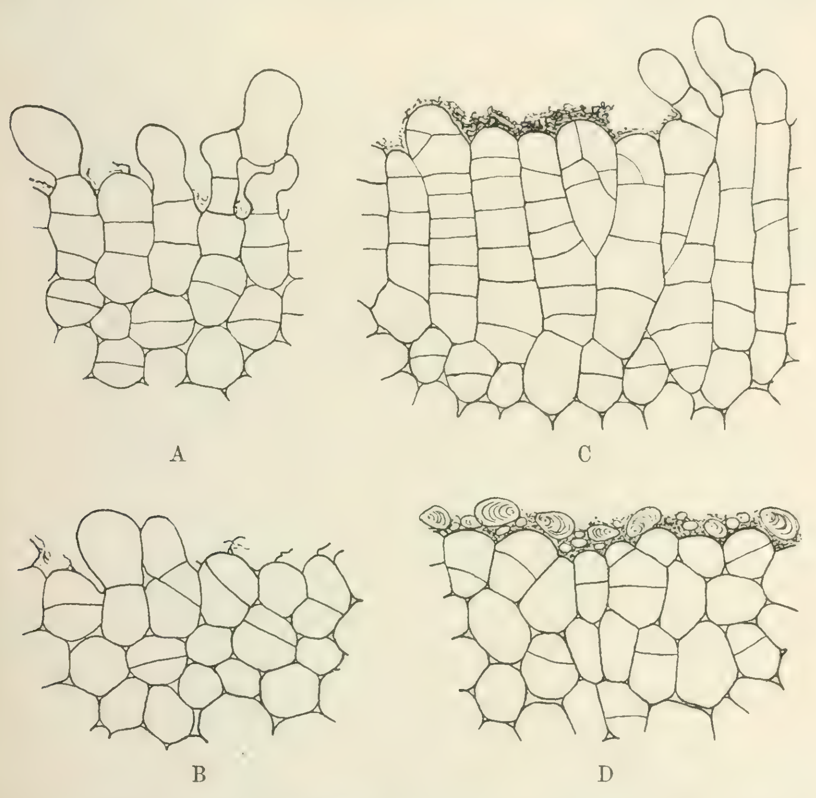


Fig. 145. *Brassica oleracea var. gongylodes.* Zellteilungen unter den Wundflächen von vier Sektoren der Scheibe einer Stammknolle. A Wundfläche nicht abgespült. B Desgl. mit Wasser abgespült. C Desgl. abgespült und mit Kohlrabibrei bedeckt. D Desgl. abgespült und mit Kartoffelbrei bedeckt. (Nach HABERLANDT.)

neuerdings besonders typisch (1921) bei Wundreaktionen nach. HABERLANDT versuchte hier nämlich zu zeigen, daß Stücke von Kohlrabiknollen an der Wundfläche ihre Kerne und Zellen nach kurzer Zeit in Teilung treten lassen konnten, wenn sie „unabgespült“ blieben. Wurden jedoch die Reste aus den bei der Zellverwundung übrig bleibenden Plasmapartien von der Wunde sorgfältig durch Abspülen mit Wasser entfernt und auf diese Weise gründlich gereinigt, so waren die Teilungen sogleich auf ein Minimum reduziert. Daß sie nicht ganz aufhörten, lag wohl nur daran, daß ein Teil der Wundstoffe in die Interzellularen unmittelbar nach dem Schnitte eingedrungen war und hier kapillar festgehalten wurde. Als „experimentum crucis“ müssen wir es aber bezeichnen, daß, sofern solche gründlich abgespülten und von „Wund-

hormonen" befreiten Kohlrabistücke nachträglich mit Gewebebrei von andern Zellen beschmiert wurden, auch sofort wieder die Teilungsfähigkeit der Kerne und Zellen angeregt war (Fig. 145). Weniger geeignet waren Kartoffelknollen, da das Plasma aus den angeschnittenen Zellen sich zu schwer entfernen ließ.

Bei Versuchen mit Blättern erwiesen sich namentlich die gewisser Crassulaceen als sehr brauchbar. Sie wurden einmal geschnitten, das andere Mal ihnen nur die Epidermis abgerissen. Die Wundfläche ging das zweite Mal dann zwischen den Zellen, ohne solche selbst zu verletzen. Nach dem Schneiden konnten so Wundhormone produziert werden, und es ließen sich Teilungen beobachten. Bei dem einfachen Abreißen erfolgte dagegen nur einfaches Auswachsen der vorhandenen Zellen zu Callusblasen (s. Fig. 146).

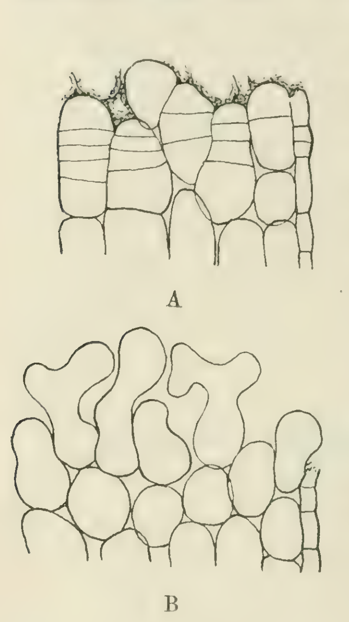


Fig. 146. *Sedum spectabile.* A Zellteilungen unter einer Schnittfläche des Blattes. B Callusblasen auf einer Reißfläche. (Nach HABERLANDT.)

Zwischen der Wirksamkeit der Gewebssäfte, sofern solche aus andern Pflanzenarten genommen wurden, um die Wundfläche nachträglich zu bestreichen und der systematischen Verwandtschaft, schien ein Parallelismus nicht zu herrschen. Das würde wenig gut zu den oben von uns (S. 174) erwähnten Befunden von STARK (1921) bei Traumatotropismus passen.

Endlich war es von hohem Interesse, daß es auch bei Haaren, Epidermis- und speziell Spaltöffnungszellen gelang, Wundhormone als auslösendes Moment für Kern- und Zellteilung innerhalb der verwundeten Zelle zu erhalten. Die Verletzung durfte dann selbstverständlich nur so gering sein, daß sie die Zelle nicht allzu schwer schädigte. „Es liegt hier demnach zum ersten Male der Fall vor, daß eine ausgewachsene vegetative Pflanzenzelle, die nur von intakten Zellen umgeben ist, durch eine lokale mechanische Verletzung experimentell zur Teilung angeregt wird" (s. Fig. 147).

Vielleicht kann HABERLANDTS interessante Feststellung besonderer Wundhormone auch auf die Ätiologie von Gallen, Thyllen usw. aufklärend wirken. Ja, mit Recht deutet der erfolgreiche Experimentator an, daß evtl. ein Verständnis der Kernteilungen damit ermöglicht ist, die sich bei der Befruchtung infolge Eindringens eines Fremdkörpers (des ♂ Kerns) oder bei mancher Form induzierter Porthenogenese mit einem Male einstellen, trotzdem der Kern vorher nicht aus seiner Ruhe gebracht werden konnte.

Denkbar wäre es darnach, daß überall in teilungsfähigen Zellen neben den von R. HERTWIG hervorgehobenen quantitativen Differenzen auch solch qualitative in Form besonderer Hormone vorhanden sein müssen, ja vielleicht wird ihre „entsprechende" Konzentration durch die Kernplasmaspannung in irgend einer Form erst bedingt. R. HERTWIGS An-

nahme würde dann erst die Produktion der Hormone und noch nicht die der Auslösung der Mitosen selbst uns verständlich machen[1]). Es würde damit im Grunde die alte Vorstellung STRASBURGERS (1880a, S. 370) wieder aufgenommen werden, wonach das Cytoplasma eine qualitative Änderung, eine „Zustandsänderung", erfahren müsse, die erst den Gegensatz in der Kernmasse hervorruft, welcher zu ihrer Teilung führt.

Das Problem aber von einem noch umfassenderen Standpunkt aus betrachtet zu haben, ist in erster Linie das Verdienst des Heidelberger Zoologen SPEK (1918b, 1920a). Dieser geht in seinen gedankenreichen Ausführungen davon aus, daß eine Permeabilitätsänderung des Plasmoderma, wodurch mehr Wasser in die Zelle hinein käme, schon „der auslösende Reiz zum Einsetzen der mitotischen Prozesse und der Zellleibdurchschnürung werden kann" (vgl. bereits MACCLENDON 1912, S. 159). Denn auch unsere gebräuchlichsten Mittel, Parthenogenesis zu erzeugen, sind zum großen Teil einmal imstande, die Quellung von Kolloiden beträchtlich zu erhöhen und andererseits lipoidlöslich[2]). Beide Eigenschaften tragen zur größeren Durchlässigkeitsmachung der Plasmahaut erheblich bei. Das Auftreten besonderer quellbarer Stoffe innerhalb des Cytoplasma müßte in gleicher Weise auf die Permeabilitätsänderung einwirken und somit den Teilungsbeginn inaugurieren. Damit aber kämen wir zu „spezifischen" Reizstoffen und könnten an HABERLANDT anknüpfen. SPEK bemühte sich auch seinerseits aus der Literatur zu zeigen, daß gerade, wo abnorm starke Teilung herrscht, derartige die Quellung stark fördernde Stoffe vorhanden sind. Und für das Infusor *Paramaecium* beweist er in sehr eingehenden Ausführungen,

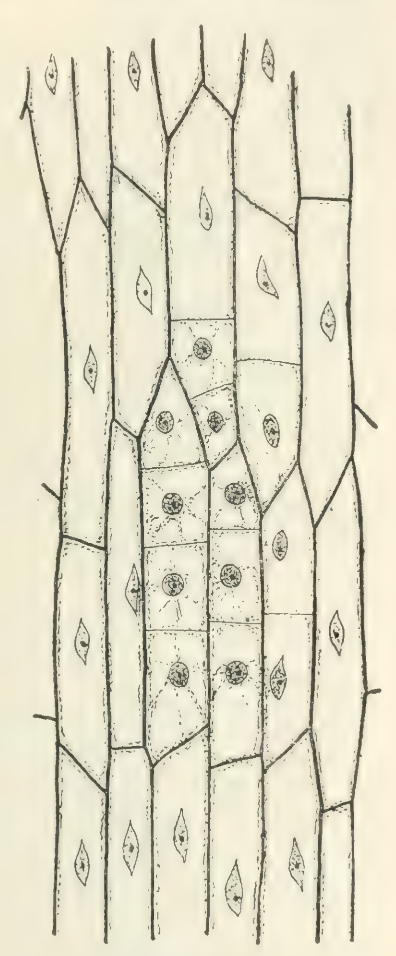


Fig. 147. *Pelargonium zonale.* Gruppe von Epidermiszellen einer „abgeriebenen" Infloreszenzachse, die sich infolge intracellulärer Verwundung geteilt haben. Keine Zelle war abgestorben. (Nach HABERLANDT.)

[1]) So könnte auch die Tatsache, die SIMON (1920) vor kurzem als notwendig für den Eintritt der Teilung bei Regenerationsvorgängen aufdeckte, nämlich eine ganz bestimmte Zuckerkonzentration in der Zelle, nicht das primär die Mitosen hervorrufende Agens sein, sondern erst die Bedingungen für die Produktion der Hormone in genügender Menge schaffen. Dafür würde auch sprechen, daß die Teilungsfähigkeit später, d. h. wenn erst die „Reizstoffe" gebildet sind, auch durch geringere Zuckermengen aufrecht erhalten werden kann.

[2]) Vgl. aber SPEK 1920a, S. 75ff. u. 78, wo ausgeführt wird, daß Parthenogenesis auch auf anderm Wege induziert werden könne (s. auch oben S. 240).

daß hier seine Gedankengänge ganz zu Recht bestehen. Im besonderen sucht er (1920a) die Arbeitshypothese zu begründen, daß als Nebenprodukt der Nucleinsynthese — und hier wäre der Anschluß an R. HERTWIG — eine Base auftritt [1]) und in die Äquatorregion der Zelle diffundiert, die die postulierte Verquellung der Plasmakolloide vornimmt. „Die Permeabilitätssteigerung während der Zellteilung bringt immer wieder eine Erhöhung des Salzgehaltes der Zelle mit sich, die eindringenden Salze kompensieren die Wirkung der Base“, und die Kern- und Zellteilungen werden sofort sistiert, sofern der Salzgehalt über einen gewissen Wert steigt oder „entquellend“ wirkt.

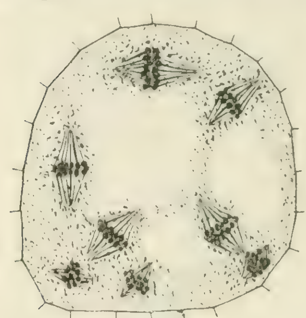


Fig. 148. *Peperomia marmorata.* Synchrone Teilung im 8-Kern-Stadium des Embryosacks. (Nach HÄUSER.)

Es würde daraus somit gleichfalls folgen, daß der Gesamtzustand der Zelle [2]) und nicht nur die lokale Arbeit des einzelnen Kernes in mehrkernigen Zellen die Kern- und Zellteilungen in Gang setzt. Schon KÜSTER (1915) waren offenbar solche Gedankengänge sympathisch, denn er weist darauf hin, daß dafür ja vornehmlich die Tatsache spreche, daß in multinucleären Zellen die Kerne sich „synchronisch“ teilen „oder doch wenigstens der Teilungsprozeß an einem Teil der Zellen beginnend und allmählich fortschreitend sämtliche Kerne zu Teilungsfiguren werden läßt“. Die Größe der mitotischen Figur kann dabei ganz gleichgültig sein (s. Fig. 148 nach HÄUSER 1916).

Dieser Synchronismus resp. dies regelmäßige Fortschreiten einer „Teilungswelle“ war schon den früheren Cytologen aufgefallen. Berühmt geworden sind in dieser Hinsicht ja gewisse Embryosäcke bei Angiospermen, die sich durch vielkernige Wandbelege auszeichnen (s. oben S. 200) (STRASBURGER 1880a, SOLTWEDEL 1881 usw.). In Fig. 149 beobachten wir das ganz regelmäßige Weiterschreiten der Mitosen von einem Ende zum andern, vielleicht in dem Maße, wie die Diffusion der hypothetischen „Reizstoffe“ fortschreitet. Gerade solche Beispiele haben ja den ersten Karyologen eine genaue Seriierung der verschiedenen Phasen erlaubt.

Die Größe der Zelle dürfte dafür verantwortlich zu machen sein, ob absoluter Synchronismus, oder gleichmäßiges Fortschreiten der Mitosen eintritt. Ersteres ist vorzugsweise in kleineren, letzteres in größeren Syncytien beobachtet. Für jenen Modus kommen viele der polynucleären Zellen von Thallophyten in Betracht (s. z. B. E. OVERTON 1889 in den Kolonieen von *Volvox*, SAPPIN-TROUFFY 1896 und MAIRE 1902 in den

[1]) SPEK setzt weiterhin auseinander, daß die Aufquellung der Zellkolloide fördernd auf die Nucleinsynthese wirken wird. Der erste Anfang kann noch ohne das hypothetische Produkt des Nucleinstoffwechsels erfolgen (S. 75). „Sobald dann die quellungsfördernden Nebenprodukte entstehen, setzt die Zustandsänderung der Plasmakolloide ein, die nun ihrerseits wieder auf die Nucleinsynthese fördernd zurückwirkt; und so würde ein Prozeß den andern immer weiter steigern, wenn nicht durch Hinzutreten eines andern Faktors (vielleicht der Salze) ein Riegel vorgeschoben würde.“

[2]) Wie weit der „elektrische Zustand“ der Zelle (KELLER 1918) bei der Auslösung der Mitose mitwirkt, entzieht sich noch ganz unserer Kenntnis (vgl. auch Kap. 5f.).

Basidien, HARPER 1897 usw. im Ascus, GOLENKIN 1899 und KLEBAHN 1899 bei *Sphaeroplea*, S. NAWASCHIN 1899 bei *Plasmodiophora*, WAGER 1896, F. L. STEVENS 1899, MIYAKE 1901, DAVIS 1903 usw. usw. in den Oogonien und Antheridien von Phycomyceten, um nur einige zu nennen). Und wenn wir an die höheren Pflanzen denken, so wären die polynucleären Gefäßanlagen und Milchröhren zu erwähnen, die TREUB (1880a), BUSCALIONI (1898a), PIROTTA und BUSCALIONI (1898), NĚMEC (1910a) u. a. (vgl. oben S. 217) studierten. Immerhin gibt es hier bereits Ausnahmen, bei denen der „wellenförmige Verlauf" der Mitosen zu beobachten ist. Die Grenzen sind eben keine absolut scharfen.

Wo in den Fällen fortschreitender Kernteilungen die erste Mitose beginnt, ist wohl mehr oder weniger „vom Zufall" abhängig. So lesen wir bei STRASBURGER (1880a), daß im Embryosackwandbeleg von *Fritillaria* das Mikropylarende, bei NĚMEC (1910a) für *Corydalis pumila*, daß das Chalazalende vorangeht. Und HEGELMAIER (1885, S. 40) weist darauf hin, daß z. B. bei *Euphorbia Lathyris* immer nur eine „gürtelförmige Zone" der Kerne in Teilung ist, während die übrigen in absoluter Ruhe sein können. Ähnliches, wenigstens für spätere Stadien, beschrieb auch BUSCALIONI (1898a) für *Vicia Faba*. Kausal betrachtet müssen wir uns natürlich vorstellen, daß der Ort, an dem die „Zustandsänderung" des Plasma zuerst bis zu einer gewissen Größe gekommen ist, die Teilung beginnen läßt. Die Produktion der betreffenden Reizstoffe kann aber wohl an ganz beliebigen Stellen des Syncytiums die erforderte Höhe erreichen.

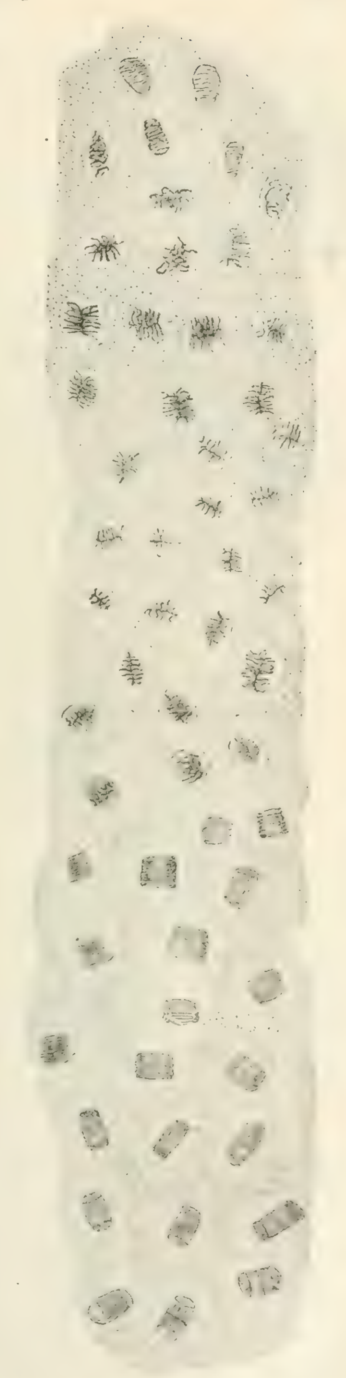


Fig. 149. ***Fritillaria imperialis.*** Protoplasmatischer Wandbeleg des jungen Embryosacks. Ein Streifen mit den verschiedenen Phasen der Kernteilung, die in bestimmter Richtung vorschreiten. Vergr. 90. (Nach STRASBURGER.)

Unmittelbar am „wachsenden Ende" ist z. B. die Bedingung für den Eintritt von Kernteilungen niemals in den schlauchförmigen Zellen von *Vaucheria* gegeben, für die KURSSANOW (1911) eine schöne „Teilungswelle" beschreibt. Daß Simultanteilung bei den Siphonales nicht vorkommt, hatten bereits SCHMITZ (1879a und b), BERTHOLD (1881), FAIRCHILD (1894) u. a. gesehen; KURSSANOW aber berichtete ge-

nauer, daß die Teilungen hier in bestimmter Entfernung von der Spitze beginnen, um dann fortzuschreiten. Die Welle kann dabei „symmetrisch“ oder „unsymmetrisch“ verlaufen, d. h. im ersteren Falle nach beiden Seiten, im letzteren nur nach einer gehen, „wobei mit der Zeit die ganze Welle sich längs des Fadens bewegt, entweder von der Spitze zur Basis oder umgekehrt“. Ein direkter Zusammenhang mit der eigentlichen Wachstumszone besteht hier ebensowenig wie bei NĚMECS (1910a, S. 150) Milchsaftgefäßen.

Anzuschließen wäre auch der Befund TIMBERLAKES (1901, S. 503), wonach bei *Hydrodictyon utriculatum* sehr oft „all stages from the early prophases to the late anaphases can be found in a single cell in a more or less regular succession from one end of the cell to the other“. Ganz das gleiche sah YAMANOUCHI (1913a) für *Hydr. africanum.* Ebenso dürfen (STRASBURGER 1884c, HARPER 1900b) die Verhältnisse in Myxomyceten-Plasmodien hier herangezogen werden, trotzdem auf weite Strecken absoluter Synchronismus herrschen kann. Die allmähliche Fortpflanzung einer „Reizwelle“ ist dabei zu erkennen (HARPER, S. 225). „If we consider that the division begins in response to a stimulus either external or internal, we should imagine the stimulus being propagated in one or several directions, from the point of its first effectiveness“.

Und doch gibt es wohl für alle genannten Beispiele Ausnahmen, bei denen hier und da ein Kern oder einige Kerne sich gegen die Regel verhalten und bei den Teilungen ihren eigenen Weg gehen. Wo das nur gelegentlich vorkommt, mögen Zufälligkeiten des umgebenden Cytoplasmas daran schuld sein[1]). Wo wir es aber als Typus sehen, kommen wir mit solcher Hilfshypothese nicht aus. Gerade die vielkernigen Zellen der *Cladophora* und anderer Siphonocladiales (SCHMITZ 1879c, S. 279, STRASBURGER 1880a, S. 204ff.) kennen wir ja als bekannte Beispiele, daß hier die Kernteilungen anscheinend ganz „willkürlich“ verlaufen. KURSSANOW (1911b) bemühte sich freilich, auch diese der Regel einzugliedern, indem er annahm, daß die genannten Cytologen Individuen in nicht sonderlich optimalen Lebensbedingungen vor sich gehabt hätten. Aber NĚMEC (1910b) hat dann doch wieder die alten Angaben verificiert. Dabei tritt der böhmische Forscher durchaus nicht für eine völlige Unabhängigkeit der Kernteilung vom Plasmazustande ein, weil er sah, wie ja die Lageverhältnisse der Kerne untereinander vom Cytoplasma mitreguliert werden (vgl. oben S. 226).

Oft wird an Abweichungen gesetzmäßiger Teilungsfolge wohl nur das Alter der Zelle schuld sein. So berichten es HIRASE (1895) für die anfangs streng synchron verlaufenden Mitosen in der jungen *Gingko*-Zygote oder CHAMBERLAIN (1916) für die Zygote von *Stangeria.* So sah es DANGEARD (1890b, S. 80) für die späteren Teilungen im Plasmodium von *Synchytrium,* oder RUHLAND (1903) im Oogon von *Albugo Bliti,* F. MOREAU (1911a) für die Zygosporen von Mucoraceen, BARRETT (1912b) für die Sporangien von *Blastocladia* usw. In ähnlicher Weise berichtet J. F. LEWIS (1909) für die vielkernigen Zellen der Floridee

[1]) So nach CAVARA (1898c, S. 293) im Embryosackwandbeleg bei *Thea sinensis.* Die Pflanze wurde unter wahrscheinlich wenig optimalen Verhältnissen im Botanischen Garten zu Pavia kultiviert.

Griffithsia, daß zunächst ein ziemlich vollständiger Synchronismus der Teilungen vorhanden ist, in älteren Zellen sich aber nur kleinere Bezirke von Kernen zu teilen pflegen, während andere in derselben Zelle in Ruhe verbleiben. Eigenartiger, und wohl nur durch die bereits vorhandene, wenn auch erst später zutage tretende Ungleichwertigkeit der Kerne bedingt, ist der mangelnde Synchronismus in den Teilungen mancher Fucaceen-Oogone (N. L. GARDNER 1910, S. 129 für *Hesperophycus Harveyanus* usw.). Denn im allgemeinen herrscht gerade in diesen Oogonen eine ganz strenge Simultanität der Teilungen.

Je kleiner die Zelle, desto seltener kommen Ausnahmen von der Regel der Gleichzeitigkeit der Mitosen vor. Und dann handelt es sich wohl immer um Zellen, die nicht mehr ganz gesund sind. So gibt HUSS (1906) für die polynucleären Antipodenzellen von *Caltha*, *Clematis* und *Pulsatilla* an, daß einige Nuclei in Teilung, andere in Ruhe sein können, so sah ich es selbst (TISCHLER 1908) bei der Teilung von Pollen-Mutterzellen des Bastards *Potentilla verna* × *rubens*, so beschreiben es auch BEER und ARBER (1919) für die mehrkernigen Zellen der Inflorescenzen von *Anthriscus* und anderen. Und besondere Erwähnung verdient noch die Angabe Fr. M. BACHMANNS (1913, S. 397), daß selbst die Basalzellen der askogenen Hyphen bei *Collema pulposum* ganz ähnliche Verhältnisse aufweisen. „The nuclei in a cell divide entirely independently of each other, resting nuclei and spindles are very often seen in the same cell." Ja selbst bei „konjugierten Kernen" (s. oben S. 225 und unten Kap. 5 c) der Basidiomyceten sah Mlle. BENSAUDE (1918, S. 83) als Ausnahme die Simultanität der Teilung aufgegeben.



Fig. 150. *Paphiopedilum insigne*. Junger Embryosack. Teilung der Chalazalkerne gegen die mikropylar gelegenen verspätet. Vergr. 760. (Nach AFZELIUS.)

Wir kennen nun Fälle, bei denen die Verzögerung der Kernteilungen an einer Stelle der Zelle gegen die übrigen Partien mit der Beschaffenheit des Cytoplasmas in auch äußerlich sichtbarer Form in Zusammenhang gebracht werden kann. Zuweilen haben wir nämlich in den Embryosäcken der Orchideen eine Verspätung der Mitosen für die chalazalen Kerne (*Cypripedilum* nach PACE 1907, *Paphiopedilum*, *Orchis*, *Epipactis*, *Coeloglossum* und *Oncidium* nach AFZELIUS 1916, s. Fig. 150). Und diese Verspätung ist wohl sicher mit der größeren Plasmaarmut hier verknüpft. Wir hörten ja oben (S. 220), daß bei anderen Orchideen die chalazalen Nuclei überhaupt ihre Teilungsfähigkeit verloren haben und so zu „6 kernigen Embryosäcken" hinführten.

Ähnlich ist es bei *Adoxa* nach LAGERBERG (1909), bei *Anthemis* nach HOLMGREN (1915) und bei *Triticum*-Hybriden nach KIHARA (1921 a, S. 27), umgekehrt dagegen bei manchen Liliaceen (E. OVERTON 1891), Iridaceen (FERRARIS 1902 für *Romulea*), ferner bei *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905) oder *Plumbagella* und *Statice* (DAHLGREN 1916).

Hier werden wir eine besonders reiche Ernährung des chalazalen Plasmas zu postulieren haben, die ja bei *Lilium*, *Tulipa*, *Fritillaria* selbst zu einer „überzähligen Längsspaltung" der Chromosomen (s. Kap. 9a) führen kann.

Auch Němec (1910a, S. 149) meinte bereits, daß in den Fällen einer Heterochronie der Mitosen das Cytoplasma innerhalb der Zellen verschiedene „Qualitäten" habe. „Aber wir wissen nicht, ob diese Unterschiede nicht von den Kernen dem Plasma induziert wurden." Das wäre natürlich im Auge zu behalten und nach dem, was wir über die Beeinflussung des Cytoplasmas seitens ausgeschiedener Enzyme sagten (s. S. 109), sogar zu erwarten. Wir können da auch der Arbeitshypothese Speks gedenken (s. S. 242), wonach die „Reizstoffe" für die Kern- und Zellteilung mit der Nucleinsynthese zusammenhängen.

Fig. 151. *Dracaena* spec. Stammquerschnitt; bei g—i die jungen Leitbündel, die sich aus Furchungsteilungen herausgebildet haben. Verg. 100. (Nach Belzung aus Warming-Johannsen.)

Jedenfalls läßt sich aus unseren Darlegungen wohl mit Sicherheit ersehen, daß wir mit rein quantitativen Abschätzungen von Karyo- und Cytoplasma eine kausale Erklärung des Eintritts dieser Mitosen nicht erhalten. Weitere Argumente können wir aber auch von solchen Teilungen entnehmen, wo die Mengen-Verhältnisse von einer zur nächsten sich außerordentlich stark verändern, wie das bei allen „Furchungsteilungen" der Fall ist. Wir lernten solche bereits aus Haberlandts Experimenten (s. Fig. 147 und S. 240) kennen, und bei Regenerationserscheinungen ist eine Aufteilung einer größeren Zelle in einen Komplex kleinerer oft gesehen worden. A. Hansen (1881) brachte das bereits in charakteristischem Bilde für *Begonia*, H. Winkler (1903) beschrieb es eingehend für die oberseitige Epidermis von *Torenia*-Blättern, die er als Stecklinge kultivierte, Gertz (1919) führte eine Reihe von Beobachtungen an Spaltöffnungen aus, wo sich ähnlich wie in Haberlandts Versuchen die Schließzellen weiter teilen können. Ferner wäre (Küster 1916) das charakteristische „Wundholz" zu erwähnen, das durch besondere Furchungsteilung aus dem Cambium entsteht. Und ähnlich werden selbst noch jugendliche Gefäßanlagen nach Verwundung geteilt (Němec 1905). Auch geht es bei der Bildung manchen Gallenholzes in gleicher Weise zu. Denken wir an die „normale" Ontogenese, so brauchen wir nur die Bildung von Folgemeristemen ins Auge zu fassen. z. B. die erste Anlage einer Phellogenzelle innerhalb einer größeren Zelle, oder die Aufteilung von Parenchymzellen bei der Ausgestaltung der sekundären Leitbündel von *Dracaena* (Fig. 151). Auch diese Teilungen sind „Furchungen".

Der Name wird aber in erster Linie für die Teilungen im jugendlichen Embryo gebraucht, die namentlich im Tierreich eine rasche Folge von immer mehr sich verkleinernden Zellen aus der Zygote hervorgehen

lassen. HARPER (1919, S. 299) führt z. B. CONKLINS Angaben für *Crepidula* an, wonach hier nicht wie gewöhnlich bei der Zellteilung die Tochterkerne auf 100 % der alten Kerne heranwachsen, sondern anfänglich nur auf 5—9 %, in späteren Stadien gar nur auf 1 %.

Im Pflanzenreich liefern manche Gymnospermen schöne Beispiele für derartige Furchungen. So ist der Kern der Eizelle von *Gingko* nach HIRASE (1895) 92—94 μ im Durchmesser groß; im Proembryo messen die Nuclei nach ARNOLDI (1903) aber nur noch 20 und nachher im Embryo gar nur noch 8—10 μ. Und WEBBER (1901, S. 70) sagt für *Zamia*, daß die Kerne eine „decided reduction" ihrer Größe erfahren, „until they are reduced from the tremendous size of the egg nucleus, which is visible to the unaided eye, to rather small nuclei not above an ordinary size". Von Interesse ist, daß die Segmentierung, resp. die ihr zugrunde liegende Kernteilung, oft recht ungleich fortschreitet, so daß dann größere ungeteilt gebliebene Komplexe neben viel kleineren Zellen liegen. So ist es z. B. nach OSTERWALDER (1898, S. 270) beim Embryo von *Aconitum*. In anderen Fällen, wie bei der von F. X. LANG (1901) untersuchten *Polypompholyx multifida*, wird das Gewebe am zukünftigen Vegetationspunkt besonders kleinzellig und kleinkernig (Fig. 152).

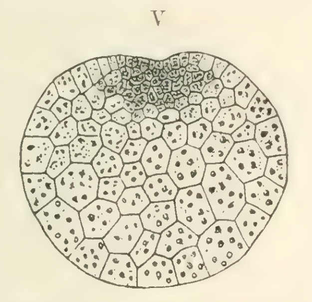


Fig. 152. *Polypompholyx multifida*. Embryo im Längsschnitt; bei V der aus kleinzelligem Gewebe gebildete Vegetationspunkt. (Nach F. X. LANG.)

Ähnlich schöne Furchungen lassen sich oft in ♀ Prothallien (*Isoetes*, *Selaginella*, Gymnospermen) oder in Endospermen nachweisen. Bei der Besprechung eventueller haustorialer Einrichtungen hörten wir ja (vgl. oben S. 129), daß dann die Furchungen sistiert sein können. Hier dürfte der Grund wohl sicher in der besonderen Beschaffenheit der Kerne resp. des von ihnen inaugurierten Stoffwechsels liegen. Auch sonst ändern drüsige Gewebe ja ihre normalen Kern- und Zellteilungen ab. Sollten vielleicht andere Hormone produziert werden oder nur solche, durch die die Reizstoffe für die Teilungen an ihrer Wirkung verhindert werden? Wir wissen aber auch, daß das Einstellen der Furchungsteilungen einfach mit der Nährstoffspeicherung seitens der Zellen zusammenhängen kann. Es wird hierdurch eine „Inaktivierung" der Zelle erreicht. Sehr ausgesprochen ist das z. B. bei den ♀ Prothallien von *Marsilia*, *Isoetes*, *Selaginella*[1]) usw., bei denen die Teile, an denen die Archegonien angelegt werden, kleinzelliger zu sein pflegen als die, in denen die Reservesubstanzen lagern (s. schon CAMPBELL 1888a, 1889, FARMER 1890, ARNOLDI 1896 usw.). Und anzuschließen wären hier die Erfahrungen an vielen Endospermen, deren Randpartien oft viel mehr Kern- und Zellteilungen erfahren, als wir im Zentrum sehen. Besonders instruktive Bilder sahen KIRKWOOD (1904) bei manchen Cucurbitaceen.

[1]) Für die ersten Stadien der Gametophyten-Entwicklung gibt übrigens Miß LYON (1901, S. 129) an, daß mit jeder Kernteilung die Kerne noch immer größer statt kleiner werden. Das hängt mit der gewaltigen Größenzunahme der ganzen Zelle resp. ihrer Protoplasten zusammen. Ganz ähnliches sehen wir auch bei manchen Embryosackwandbelegen der Angiospermen, so recht ausgeprägt bei den Cucurbitaceen-Gattungen *Bryonopsis* und *Trichosanthes* (KIRKWOOD 1904, S. 346).

Guilliermond (1908a) bei *Triticum*, Němec (1910a, S. 104) bei *Secale*, ich selbst (Tischler 1912) bei *Ficus Carica* (Fig. 153). Die „zu frühe“ Anfüllung der Zellen mit Reservestoffen geht deutlich Hand in Hand mit dem Unterbleiben weiterer Furchung.

Endlich könnte man zu den Furchungsteilungen auch jede Tetradenteilung rechnen, bei der in zwei aufeinderfolgenden Mitosen eine starke Größenabnahme der Kerne erreicht zu werden pflegt. Das kann so ausgesprochen sein, wie z. B. bei Isoetes, für die nach R. W. Smith (1900a, S. 250) die Enkelnuclei sich zu dem Ausgangskern in ihren Volumina wie 1 : 12 verhalten. „Or to express the comparison in another way, it would need the nuclei of fifty microspores combined to equal the volume of one mother cell nucleus!“ — Daß bei Veränderung der Außenfaktoren die Furchungen ganz anders als in den gewohnten Bahnen verlaufen können, zeigen im übrigen die Erfahrungen von Němec (1910a) an chloralisierten Pollen-Mutterzellen von *Larix* (s. Fig. 154). Man beachte hier nur, daß die Pollenkörner der Gymnospermen sich ja für die Bildung ihres „rudimentären Prothalliums“ auch normal weiter furchen.

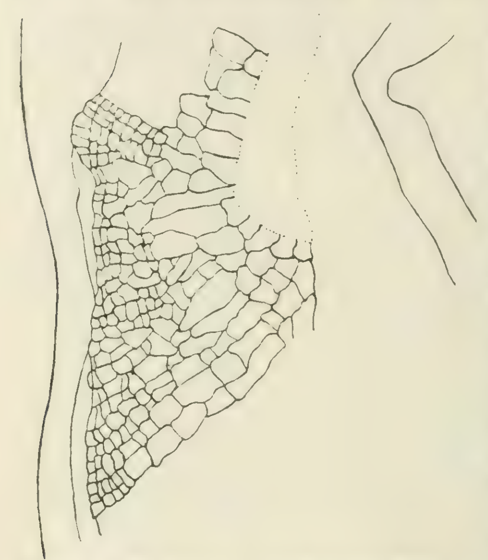


Fig. 153. *Ficus Carica*. Teil eines mit Endosperm unvollständig ausgefüllten Embryosackes. Nur ein Teil der Zellen ist eingezeichnet. Zellen an der Peripherie deutlich kleiner als im Zentrum. Vergr. 100. (Nach Tischler.)

Wir haben die Furchungsteilungen im Pflanzenreich fast durchweg bisher nur vom Standpunkt der Zellteilungen aus betrachtet. Aber diese sind ja unmittelbar mit den Kernteilungen verknüpft und normal nur möglich, wenn die Mitosen eingeleitet sind. Und es würde sich wohl verlohnen, sie im Hinblick auf die Mengenverhältnisse von Kern und Cytoplasma eingehender als bisher zu analysieren. Interessant sind da auch diejenigen Fälle, bei denen die „Furchungen“ überhaupt nur an dem Kleinerwerden der Nuclei zu erkennen sind. Schon Wager (1889, S. 138) gab an, daß im Oogon und Antheridium von *Peronospora parasitica* die Kerne durch fortgesetzte Teilungen immer kleiner werden. Dangeard (1889, S. 209) und nach ihm viele Chytridiaceen-Forscher beschreiben es für *Synchytrium* in sehr ausgesprochenem Maße. Bei *Synch. Taraxaci* hat der Initialkern 14 μ: in rasch aufeinanderfolgenden Teilungen wird die Größe auf 3—4 μ herabgedrückt. Ähnliche Daten könnten wir hier häufen.

R. Hertwig (1903a u. b) setzt sich nun mit diesen für seine Theorie zunächst unbequemen Furchungsteilungen so auseinander, daß er annimmt, am Anfange wäre ein enormes Mißverhältnis zwischen Kern und Cytoplasma zu ungunsten des Kerns vorhanden, und dieses könne nicht

auf einmal, sondern erst durch eine Reihe rasch aufeinanderfolgender Mitosen beseitigt werden. Immer mehr und mehr würde dabei Kernsubstanz gebildet. Die Voraussetzung, von der der Münchener Forscher ausgeht, stimmt ja nun in der That für die befruchteten Eizellen, die er auch wohl anfangs allein im Auge hatte, aber doch keineswegs für alle von uns beigebrachten botanischen Beispiele von Furchungsteilungen. So ist in den traumatisch gereizten Zellen doch sicherlich keine so wesentliche Cytoplasmavermehrung vorhanden, daß dadurch die gänzlich abweichende Gangart der Teilungen erklärbar würde.

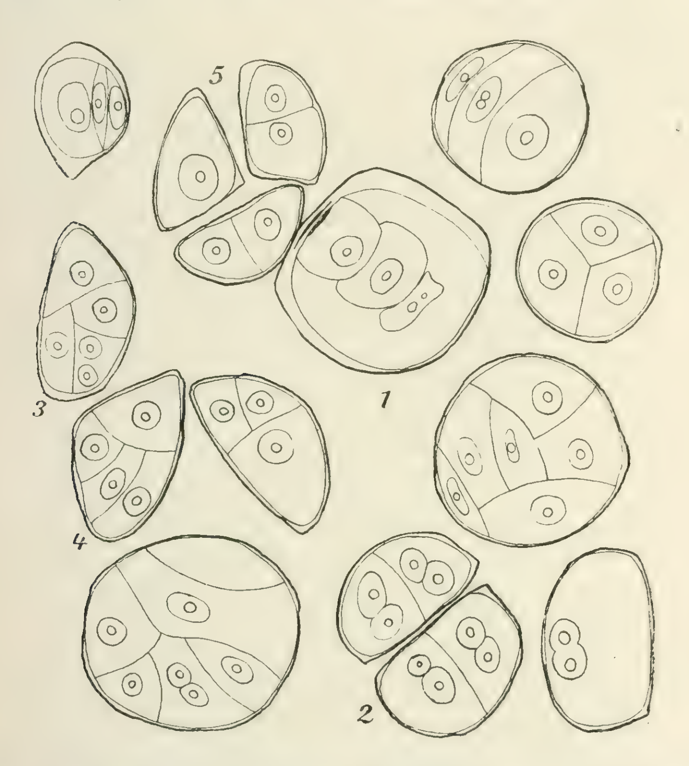


Fig. 154. *Larix decidua.* Verschiedene Pollenkörner aus einer sechsmal chloroformierten und nach 24 Stunden fixierten Blüte. (Nach Němec.)

Und andererseits kennen wir doch auch eine Reihe von Fällen, bei denen eine Steigerung des Kernwachstums, das nach R. Hertwig als „Teilungswachstum" in einem gegebenen Augenblick in Erscheinung tritt und eigentlich die Mitosen auslösen sollte, gar keine Kernteilungen zur Folge hat. H. Winkler (1913, S. 650) hat noch extra darauf hingewiesen. Wir wollen auch an unsere obigen Ausführungen (s. S. 36) erinnern und Winkler in seiner Kritik völlig beipflichten.

Vorher haben wir den Ausdruck gebraucht, daß die Zelle in einen Zustand der „Inaktivität" versetzt werden kann, so daß Unfähigkeit zu weiteren Teilungen eintritt. Das kann die allerverschiedensten Gründe haben (vgl. auch Haberlandt 1921, S. 43). Einmal sind die „Alters-

erscheinungen" der Zellen verantwortlich[1]). Die „Stoffwechselschlacken" können nicht genügend entfernt werden und die Teilungen verlaufen langsamer und langsamer. Das wissen wir nicht nur seit langem aus Infusorienzuchten (s. z. B. WOODRUFF und ERDMANN 1914, JOLLOS 1916; hier die Literatur), sondern es scheint selbst für die Bildung von Fortpflanzungszellen der Blütenpflanzen zu gelten. SPERLICH (1919) hat ja neuerdings in ausgedehnten Untersuchungen gezeigt, wie die „phyletische Potenz" der einzelnen F_1-Individuen von der Stellung der Blüten an der Mutterachse abhängig ist. Und er hat gefolgert, daß es bei der zutage tretenden größeren Teilungsunfähigkeit sich nicht einfach um ungenügende Versorgung mit Reservestoffen handeln könne, sondern daß man eine ungenügende enzymatische Ausrüstung der Zellen zur Erklärung heranziehen müsse. Mangels der nötigen „Reizstoffe" nimmt die Inaktivität der Zellen so zu, daß schließlich das Individuum nicht heranwächst, sondern vorher seine Teilungen einstellt und abstirbt.

Werden bestimmte Stoffe den inaktiv gewordenen Zellen eines Organismus zugeführt, so den Eizellen durch die Befruchtung (vgl. hier HABERLANDT 1921 und oben S. 240) oder bei Parthenogenesis durch die verschiedensten äußeren Faktoren (s. die neueste Zusammenstellung bei P. HERTWIG 1920), so wird sofort die Teilungsfähigkeit der Zelle nicht nur wieder hergestellt, sondern auch, wie wir es bei den Furchungsteilungen haben, erhöht. Ähnliches gilt für die Teilung des aus der Fusion zweier Kerne hervorgegangenen „sekundären Embryosackkerns" der Angiospermen.

In zahlreichen Fällen haben wir hier aus anderen Gründen eine Teilung der Kerne, trotzdem wir eigentlich Inaktivität erwarten müßten. Es ist wohl unzweifelhaft, daß dabei der Kernstoffwechsel sich entsprechend verändern muß, und gerade solche Fälle werden es vielleicht zuerst erlauben, die Arbeitshypothesen SPEKS (1920a) oder HABERLANDTS (1921) zu verifizieren. So zeigte SHIBATA (1902b), daß bei *Monotropa uniflora* in erhöhter Temperatur (28° C) in 3—5% aller Samenanlagen die unbefruchteten Endospermkerne sich teilen können. Und bei vorheriger Behandlung mit 3/10 bis 5/10 mol. Lösungen von Traubenzucker, Harnstoff, $MgCl_2$, KNO_3 usw. konnte der Prozentsatz auf 6—12% gesteigert werden. Ebenso könnte man aus LONGOS (1906) und LECLERC DU SABLONS (1907a) Funden schließen, daß unter dem Einfluß der *Blastophaga*-Wespe die „Wundhormone" in entsprechender Konzentration sich im Embryosack von *Ficus Carica* einfinden, so daß der sekundäre Embryosackkern in Teilung eintreten kann. Aber gerade diese Pflanze lehrt uns, daß diese Außenbedingungen nichts Spezifisches und Notwendiges zu sein brauchen, denn ich vermochte zu zeigen (TISCHLER 1912), daß sich bei der Feige selbst ganz spontan typisches parthenogenetisches Endosperm bilden kann. Wir kennen auch andere Beispiele für solches Geschehen, so *Caelebogyne ilicifolia* nach STRASBURGER (1878b), *Dasylirion acrotrichum* nach WENT und BLAAUW (1905), *Tragopogon pratensis* nach EICHLER (1906), *Diospyros virginiana* nach WOODBURN (1911b) und Miss HAGUE (1911), endlich einige „phaenosperme" Rassen von

[1]) HABERLANDT weist aber darauf hin, daß gelegentlich Kern- und Zellteilung gerade als Alterserscheinung auftreten kann. Man denke nur an die „gefächerten Bastzellen" von *Vitis, Eugenia, Fuchsia, Hedera, Aesculus, Platanus* usw., oder an das Sklerenchym im Stamme von *Begonia* (vgl. insbesondere SANIO 1863, S. 109ff.)

Nicotiana Tabacum nach GOODSPEED (1915). Außerdem findet sich bei fast jeder Form apogamer oder parthenogenetischer Entstehung eines Embryo Teilung der Endospermkerne ein[1]). Die Differenzen, die in der Literatur angegeben werden, können vielleicht zum Teil auf Rassenverschiedenheiten zurückgeführt werden, sind wohl aber mehr noch durch die Außenfaktoren bedingt, vgl. WENT und BLAAUW (1904) einerseits, H. WINKLER (1908a) andererseits für *Dasylirion* oder WOODBURN (1911b) und Miss HAGUE (1911) gegenüber LONGO (1909b) für *Diospyros*. Eine kausale Aufklärung haben wir hier ebensowenig wie für die wenigen Fälle, bei denen wenigstens ein Beginn der Teilungen des Endospermkerns schon vor der Befruchtung da sein soll (*Ranunculus multifidus* nach COULTER 1898, S. 83; *Eichhornia crassipes* nach R. W. SMITH 1898; *Piper medium* und *Heckeria umbellata* nach D. S. JOHNSON 1902a; *Epiphegus virginiana* nach Miss COOKE und SCHIVELY 1904; *Pontederia cordata* und *Heteranthera limosa* nach COKER 1907b; *Clintonia borealis* nach R. W. SMITH 1911).

Selbst simultane Teilung von Eizell- und Endospermkernen scheint sehr selten zu sein (vgl. für Leguminosen STRASBURGER 1880a, GUIGNARD 1881b, M. M. BROWN 1917, S. 541). Ökologisch könnte es uns „verständlich" sein, wenn durchweg das Nährgewebe vor der Befruchtung sich einfindet, wie es noch bei den Gymnospermen der Fall ist. Bei den Angiospermen macht sich aber nur noch eine „Tendenz" bemerkbar, daß sich das Endosperm nach der Befruchtung schneller teilt als die Zygote resp. mit seinen Teilungen weit eher beginnt. So sind bei der Saxifragacee *Francoa appendiculata* nach GÄUMANN (1919) bereits 4—500 Endospermkerne vorhanden, wenn der befruchtete Kern der Eizelle sich zum ersten Male teilt, und bei *Primula officinalis* nach DAHLGREN (1916) gegen 1000 Kerne, wenn der Embryo zweizellig ist. Über 100 Nuclei finden sich auch schon bei dem von BALLS (1905) untersuchten *Gossypium hybridum* zur Zeit der ersten Teilung im Embryo ein. Hier teilte sich der Eikern dabei ca. 3½ Tage früher als der Kern der Eizelle. Und auch die neuerdings von SCHOCH (1920) untersuchte *Burmannia coelestis* sowie die von UMIKER (1920) studierte *Helosis guayanensis* dürften sich ähnlich verhalten. DAHLGREN (1915a) gibt gar an, daß bei *Colchicum autumnale* das Endosperm sich bereits im Herbste, die Zygote aber erst im darauffolgenden Frühjahr zu teilen pflege. Aber absolute Notwendigkeit für diesen Ökologismus besteht offenbar nicht. Denn GUIGNARD (1901b) findet für *Najas*, WYLIE (1904) für *Helodea*, HALL (1902), wenn auch nicht mit absoluter Sicherheit, für *Limnocharis*, daß der Eizellkern vor dem Endospermkern in Teilung tritt. Ist es nur ein Zufall, daß für diesen Modus bisher nur Wasserpflanzen als Beispiele zu nennen sind?

Die „Parthenogenesis" der Blütenpflanzen ist stets als „somatische" im Sinne H. WINKLERS (1906) anzusehen, d. h. die Eizelle unterscheidet sich hier von anderen durch eine verdoppelte Chromosomenzahl. Dies Moment darf entgegen manchen Autoren kaum als ursächliches für ihre Teilungs-

[1]) J. TOURNOIS (1911) machte aber wahrscheinlich, daß bei *Humulus Lupulus*, der mit Pollen von *Cannabis sativa* bestäubt wurde, zwar die ersten Stadien einer parthenogenetischen Teilung der Eizelle, aber nicht die des Endospermkernes hervorgerufen werden können. Vielleicht degenerieren diese jedoch auch nur besonders früh (TOURNOIS 1914, S. 158ff.). Gleiches sah CARANO (1915b, S. 273) für *Calendula arvensis* und TAHARA (1921, S. 35) bei dem ooapogamen *Erigeron annuus*.

fähigkeit herangezogen werden. Gelegentlich beobachtete ich (TISCHLER 1912), daß bei *Ficus Carica* der Eizellkern sich — jedenfalls mit einfachem Chromosomensatz — bis auf rund 132 freie Kerne hatte teilen können und KUSANO (1915) hat ähnliches unter bestimmten Außenbedingungen bei *Gastrodia elata* gesehen. Ausnahmsweise können sich auch einmal die Synergidenkerne parthenogenetisch teilen (SAX 1916 für *Fritillaria pudica*), wogegen in den Antipoden, vielleicht infolge der verstärkten Nährstoffzufuhr, eine wiederholte Teilung der Nuclei für viele Familien die Regel sein kann (vgl. oben S. 220).

Mehr wie registrieren können wir all solche Fälle aber noch nicht.

Daß die entsprechenden ♂ Gametenkerne ihre Teilungsfähigkeit mit auch deshalb verloren haben, weil sie zu wenig Cytoplasma in ihren Zellen haben, wird wohl mit Recht allgemein angenommen. Daß aber ihre Teilungsfähigkeit nicht erloschen zu sein braucht, zeigen die bekannten Beispiele der „Merogonie“ (vgl. H. WINKLER 1901). Und wo normal etwas mehr Cytoplasma zur Verfügung steht als das gewöhnlich der Fall ist, da wird zuweilen „spontan“ ein Versuch zu Teilungen gemacht. So sagt Miss FERGUSON (1901b) für die ♂ Gameten von Pinus: „small, abortive, karyokinetic figures are not uncommon“. Sie gehen jedoch nie über die Anfangsstadien einer Mitose hinaus.

Endlich sei noch wenigstens beiläufig berichtet, daß der Teilungsimpuls eines Kernes auch von besonderen Zellorganen beeinflußt werden kann. Wie weit da extranucleäre Centrosomen eine Rolle spielen können, werden wir noch unten (Kap. 5b c) zu untersuchen haben. Hier wollen wir der Plastiden gedenken, deren räumliche Beziehungen zum Nucleus wir ja (Kap. 4b) schon kennen lernten. MITROPHANOW (1898, S. 311), SCHILLER (1909c) u. a. wiesen z. B. für die Diatomeen den früheren Teilungsbeginn der Chromoplasten nach. Auch konstatierten LUTMAN (1911a) und CARTER (1919a), wie wir schon hörten (vgl. oben S. 187), daß wenigstens bei gewissen Desmidiaceen die Kerne mit ihrer Teilung erst anfangen, wenn die der Chloroplasten im Gange ist. Ebenso verhalten sich gewisse Lebermoose, wie *Anthoceros* (DAVIS 1899, NĚMEC 1910a, S. 372 ff.).

Um einen tieferen Einblick in den Stoffwechsel der Zelle zu erhalten, der zur Auslösung von Mitosen führt, hat man neuerdings begonnen, mehr auf ihre Abhängigkeit von denjenigen Außenfaktoren zu achten, welche bei dem normalen Wachstum die entscheidende Rolle spielen.

Lange war es schon den Karyologen bekannt (A. BRAUN 1851, S. 241), daß sich gewisse Organismen niemals am Tage, sondern nur in der Nacht teilen. Ein altbekanntes Beispiel war hier die oft untersuchte Algengattung *Spirogyra*. STRASBURGER (1880a) hatte aber schon durch Abkühlung auf 0—5° C die Teilungszeit auf den folgenden Morgen verschieben können, und DE WILDEMAN (1891b) berichtet, daß er aus unerklärten Gründen bei einer der *Sp. crassa* nahestehenden Art die Teilungen gerade am Tage gefunden habe. Seine Behauptung, daß das Licht hier ganz ohne Einfluß sei, ist offenbar irrig, denn KARSTEN (1918) hat systematisch das Verhalten dieser Gattung zum Licht näher untersucht und festgestellt, daß es im Gegenteil von großer Bedeutung ist. Als KARSTEN bei einer *Spirogyra crassa*-ähnlichen Form des Nachts die Zellfäden beleuchtete und sie tagüber verfinsterte, wurde die sonst

zwischen 10—12 Uhr nachts sich abspielende Teilung auf die Tagesstunden verlegt. Vier bis fünf Tage dauerte es jedoch, bis die Exemplare sich „umgestimmt“ hatten. Nach einiger Zeit erfolgte eine Massenteilung sowohl bei Tage als auch bei Nacht, allerdings zeigten die bei der nächtlichen Belichtung erfolgenden Teilungen mannigfache Unregelmäßigkeiten. Erst in einer folgenden Dunkelperiode wurden diese wieder ausgeglichen.

Nach MERRIMAN (1906), ESCOYEZ (1907b) und KURSSANOW (1911a) teilt sich die verwandte Conjugaten-Gattung *Zygnema* auch nur des Nachts zwischen 9—12 Uhr. LUTMAN (1911a) fand zwar das gleiche, daneben beobachtete er aber auch eine gewisse Abhängigkeit vom Licht und von der Wärme des vorhergehenden Tages. Dagegen kann *Cylindrocystis* nach KAUFFMANN (1914) sowohl tags wie nachts sich teilen, allerdings mit einem Maximum der Teilungen zwischen $^1/_2$12 bis $^1/_2$2 des Nachts. Auch *Mesotaenium Endlicherianum* (KARSTEN 1918) zeigte keine so starke Hemmung der Mitosen durch das Licht wie z. B. *Spirogyra*.

Von sonstigen Algen (vgl. auch die Literatur bei KARSTEN 1918 und FRIESNER 1920) wissen wir, daß sich z. B. *Euglena pisciformis* (DANGEARD 1902a, S. 186) im Gegensatz zu anderen Arten der gleichen Gattung des Nachts teilt, ebenso von Dinoflagellaten *Ceratium hirundinella* nach LAUTERBORN (1895), während ENTZ (1909) sie auch während des Monats April am Tage sich teilen sah. Und *Ceratium cornutum* soll sich nach MANGIN (1911) mit verschwindenden Ausnahmen zwischen 8 und 10 Uhr vormittags teilen, *Ceratium massiliense* und *C. reticulatum* kurz nach Mittag, *C. tripos* nach BORGERT (1910) freilich im Sommer wieder des Nachts, im Herbst am Nachmittage. Die von LAUTERBORN (1896) studierten Diatomeen teilten sich in der Nacht, die von KARSTEN (1918) untersuchten Desmidiaceen *Cosmarium Botrytis* und *Closterium moniliferum* sowohl tags wie nachts, aber mit einem Maximum gegen Mitternacht und einem Minimum um die Mittagszeit. M. HARTMANNS (1921, S. 228) *Eudorina elegans* endlich besitzt wieder nur in der Nacht Teilungen. Der Zeitpunkt der Teilung dürfte also jedenfalls auch in der freien Natur wechseln (vgl. auch KARL 1915, S. (101)). Und wir sind so noch weit von der Erkenntnis wirklicher Gesetzmäßigkeit entfernt.

Selbst bei Phanerogamen zeigen die normal einem Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzten Organe mitunter deutliche Beeinflussungen von seiten des Lichts. Einmal kennen wir eine ganze Reihe von Fällen, bei denen es trotz anscheinend sonst günstiger Außenfaktoren nie im Licht zu einer Mitose zu kommen scheint. So fand KARSTEN (1915) das niemals bei den Samenanlagen von *Gnetum*, ich (TISCHLER 1912) gleichfalls nie im Endosperm von *Ficus Carica*. Experimentell wies dann wieder KARSTEN (1915) nach, daß der Sproßvegetationspunkt von *Pisum sativum* ein deutliches Maximum der Teilungen von $^1/_2$10 Uhr abends bis $^1/_2$2 Uhr nachts gegenüber einem klar ausgesprochenen Minimum um 6 Uhr früh aufwies. Ebenso konnte er für *Zea Mays* gegen 4 Uhr nachts einen Höhepunkt der Teilung aufdecken, dem dann von ca. 6 Uhr morgens an ein stärkerer Abfall folgte. Bei Dauerbelichtung war diese Periodizität fast ganz unterdrückt. Wurde nachts belichtet und tags verdunkelt, erhielt KARSTEN zwei Maxima, nämlich morgens

und abends um 6 Uhr. Das erste Maximum erklärt er „durch Gewöhnung an die normale Verdunklung“, das zweite durch die Tagesverdunklung zustande gekommen. Und für den Sproßscheitel von *Pinus austriaca* konstatierte er (1918) des Nachts zwischen 2 und 4 ein Maximum, des Mittags um 12 und des Nachmittags um 6 Uhr hingegen Minima. Bei den dauernd dem Licht entzogenen Wurzeln war für KARSTEN ein besonderer Rythmus so gut wie gar nicht mehr erkennbar.

KELLICOTT (1904) dagegen hatte an den Wurzeln von *Allium Cepa* und *Podophyllum peltatum* ein Teilungsmaximum um 11 Uhr nachts und eins um 1 Uhr nachmittags aufgefunden, denen Minima um 3 Uhr nachmittags und 7 Uhr vormittags entsprachen. Seine Ergebnisse sind aber aus manchen Gründen anfechtbar, worauf FRIESNER (1920) näher einging. Dieser experimentierte mit Wurzeln von *Cucurbita*, *Lupinus*, *Pisum*, *Vicia*, *Zea*, *Allium*, und er meinte, sicher feststellen zu können, daß das Licht hier keine Rolle spiele, eine Rythmik aus andern Gründen aber nicht von der Hand zu weisen sei[1]). Zu gleichen Schlüssen kam STÅLFELT (1919, 1920). Für *Pisum*-Wurzeln sah dieser ein Maximum zwischen 9—11 vormittags und ein Minimum zwischen 9—11 abends. Die Rythmik war zwar nicht sehr ausgesprochen, aber immerhin erkennbar.

Nun wissen wir aus der Reizphysiologie her, daß neuerdings unerklärliche rhythmische Vorgänge mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit durch die Veränderungen der elektrischen Leitfähigder Luft bedingt sein können. Und Frl. STOPPEL (1920), der wir diese Erkenntnisse verdanken, hat darauf hingewiesen, daß dieser Faktor wohl auch auf die Häufigkeit der Mitosenauslösung entscheidend einwirken wird. Sie konnte sich da insbesondere auf neuere Funde von STÅLFELT (1919, 1920) stützen, welcher den Teilungsrythmus durch schwache elektrische Ströme deutlich zu beeinflussen vermochte. Bei den nahen Beziehungen, in denen die Mitose überhaupt zur Elektrizität zu stehen scheint (vgl. Kap. 5f.), würde wohl der von STÅLFELT und Frl. STOPPEL herangezogene Außenfaktor als ein Hauptfaktor anzusehen sein.

Wir dürfen darum aber die übrigen Außenfaktoren nicht allzu gering einschätzen, wissen wir doch, daß sie auch sonst auf die Beschleunigung oder Verzögerung chemischer Reaktionen von großem Einfluß sein können. Das gilt gleich für die Temperatur. Bereits DE WILDEMAN (1891b) bewies für *Spirogyra*, daß im allgemeinen eine Temperaturerhöhung den Eintritt der Kernteilungen beschleunigt. Nur mußte eine weitere Steigerung über das „Optimum“ hinaus auch wieder verzögernd wirken, da dann die Lebensfähigkeit der Zellen überhaupt geschädigt wurde. Bei genannter Algengattung lag das Optimum nun schon sehr tief, nämlich bei 12°, während es für die Staubfadenhaare von *Tradescantia* mit dem Maximum fast zusammenfiel. Die instruktiven Tabellen besagen das weitere.

[1]) Die älteren Studien von A. C. LEWIS (1901) über die Wirksamkeit der einzelnen Strahlenarten für die Teilungen in *Allium*-Wurzeln übergehen wir, da die Differenzen so gering waren, daß sich positive Schlüsse in irgend einer Hinsicht kaum ziehen lassen (vgl. weiter unten; siehe aber auch die neueren Studien von BROTHERTON und BARTLETT 1918 über den Einfluß der Dunkelheit auf die Teilungsfrequenz).

Die Mitosen dauerten

a) bei *Spirogyra*

	Temperatur	Dauer	
bei	3–4°	über 14	Stunden
„	4–5°	14	„
„	6–7°	12	„
„	8–9°	9	„
„	10–11°	1	„
„	12°	$^{3}/_{4}$	„
„	13°	8	„
„	14–15°	$8^{1}/_{2}$	„
„	15–16°	10	„
„	16–18°	11	„

b) bei *Tradescantia*

Temperatur	Dauer
10–11°	2^{h} 15^{m}
16–17°	1^{h} 45^{m}
19–20°	1^{h} 25^{m}
24–25°	1^{h} 15^{m}
26–27°	55^{m}
35–36°	45^{m}
39–40°	35^{m}
45°	30^{m}

SCHRAMMEN (1902) gibt nur kurz an, daß in den Sproßspitzen von *Vicia Faba* bei Wärmekulturen von 40° schneller verlaufende Mitosen vorhanden sind. MALTAUX und MASSART (1906) vermochten dagegen für die von *Asparagus officinalis* irgendwelche Beziehungen nicht aufzufinden. Sehr deutlich waren sie indes wieder für die Cryptomonade *Chilomonas Paramaecium* wahrzunehmen. Die Teilungen (der ganzen Zelle) dauerten hier

bei	14°	33^{m}		bei	24°	13^{m}	$55^{sec.}$
„	17°	25^{m}		„	26°	12^{m}	
„	19°	22^{m}	$35^{sec.}$	„	28°	8^{m}	$30^{sec.}$
„	20°	17^{m}	$15^{sec.}$	„	30°	6^{m}	$15^{sec.}$
„	22°	15^{m}		„	35°	5^{m}	

R. HERTWIG (1903a b) suchte für eine kausale Erklärung der Beschleunigung der Kernteilungen durch höhere Temperatur wieder seine Vorstellungen über die Verschiebung der Kernplasmarelation heranzuziehen. Sie wird ja in der Kälte zugunsten des Kerns, in der Wärme zugunsten des Plasmas verschoben. Und wir müssen jedenfalls dies Moment im Auge behalten, wenn auch noch exaktere Messungen notwendig sind. Die Zunahme von $\frac{k}{p}$ bei Überschreitung einer bestimmten Temperaturhöhe, von der wir durch O. HARTMANNS Studien (1919b) hörten (vgl. oben S. 107), würde naturgemäß dann wieder eine Verlangsamung der Teilungen bedingen. Beschleunigung der Teilungen riefen auch gewisse Mengen von Giften hervor. Wir wissen ja, wie leicht z. B. Narcotica in kleineren Dosen stimulierend wirken. MASSART und MALTAUX (1906) konstatierten so für *Chilomonas*, daß die Dauer der Kern- und Zellteilung von 33 Minuten bei 0% Alkohol bis auf 15 Minuten bei 6—7% verringert werden konnte. Auch wußten wir bereits durch die früheren Daten DEMOORS (1895), daß Chloroform, aus denen von ANDREWS (1905), daß Ätherlösungen in geringen Dosen die Teilungen schneller zu Ende führen. Freilich sind dabei die morphologischen Veränderungen zu beobachten, die den Mitosen den Anblick von einfachen Kerndurchschnürungen geben können (s. Kap. 7). In verstärkter Sauerstoff-Atmosphäre wird die Mitose beschleunigt (DEMOOR), in Wasserstoff stark verlangsamt, aber zunächst noch nicht gehemmt (ANDREWS).

KELLICOTT (1904) untersuchte weiterhin den Einfluß von verschiedenen andern Stoffen (Glykose, $MgCl_2$, Pepton usw.) auf die Frequenz der Teilungen. Irgendwelche spezifische Wirkungen vermochte er nicht festzustellen. Im allgemeinen wurde bei den gewählten Konzentrationen die normale Rythmik etwas verzögert.

Von Interesse ist ferner die Tatsache, daß starke Massenbeschleunigungen, wie sie beim Zentrifugieren mit hohen Fliehkräften ausgelöst werden, den Ablauf der Kernteilungen zwar nicht zu verändern brauchten (MOTTIER 1899, ANDREWS 1915), aber doch etwas verzögerten. So hatte eine 3 Stunden mit 1107 g zentrifugierte Zelle aus dem Staubfadenhaar von *Tradescantia* 2 Stunden nötig, um die Mitose durchzuführen, während ein normal gebliebenes Controll-Haar in $1^1/_2$ Stunden damit fertig war.

Daß endlich durch symbiotisches Zusammenleben mit fremden Organismen der Teilungsrythmus der Kerne und Zellen stark abgeändert werden kann, ist uns aus der vorliegenden Literatur oft genug bestätigt worden. So sehen wir, wenn z. B. ein Mycelfaden von *Uromyces Pisi* den jungen Vegetationspunkt einer *Euphorbia Cyparissias* infiziert (TISCHLER 1911), wie unmittelbar nach dem Eintritt der ersten Haustorien in die mit Vakuolen versehenen jungen Zellen sich Zellgröße und -Anordnung im Blatte gegen die Norm in typischer Weise verändern. Das ließe sich bei Beobachtung von Zahl und Dauer der Mitosen sicher weiter analysieren.

Aus dem Verständnis solch „abnormen“ Geschehens könnte man dann selbst versuchen, das „normale“ kausal zu erklären. Damit aber berühren wir ein Haupt- und Kernproblem aller Biologie, nämlich das der organischen Formbildung. Denn man sagt neuerdings zuweilen mit Betonung daß der Gesamtorganismus es ist, der die Kern- und Zellteilungen „lenkt“ und nicht letztere den Organen die Form aufzwingen[1]). Aber wenn man nicht zu außerenergetischen und übergeordneten Faktoren seine Zuflucht nehmen will, wie das z. B. DRIESCH (1909a) tut, so muß man doch erklären, wieso die Mitosen und ihnen folgend die Zellteilungen in „typischer“ räumlicher Anordnung die Gewebe- und Organbildung beeinflussen.

Ein derartiges „Verständnis“ der Organographie aus der „inneren Morphologie“ heraus erstrebt die „Phaenogenetik“ HAECKERS (1918). Botanischerseits liegen erst wenige Daten vor.

So haben sich LUNDEGÅRDH (1914c) wie SCHÜEPP (1916) in dieser Richtung mit Vorversuchen beschäftigt. Ersterer machte den Versuch, die „Wachstumsaktivität“ bestimmter Periklinen des Wurzelvegetationspunktes von *Vicia Faba* zu untersuchen. Damit bezeichnet er das Verhältnis zwischen der Zahl der Mitosen („Spireme“ und „Metaphasen“) und der sämtlicher vorhandener Kerne. Und der Schweizer Autor möchte diese „sekundär“ bestimmt sein lassen und zu eruieren suchen, wie es kommt, daß der Vegetationspunkt periodisch die Anlagen der einzelnen „Sproßglieder“ absondere. Er suchte die Theorie zu begründen, daß z. B. „ein von der Oberfläche ausgehender Reiz die Teilungsspindeln der Meristemzellen parallel zur Oberfläche richte und so das Flächenwachstum derselben bedinge“. Damit aber würden Faltungen und Gewebespannungen erzeugt, die nun wieder als Reiz für das Auftreten neuer Mitosen wirken können. Und wenn z. B. G. KLEBS (1916, 1917a b) zeigte, daß blaues Licht bei seinen Farnprothallien, so bei *Pteris longifolia*, den Teilungsrhythmus der Kerne und Zellen ganz anders beeinflußt als rotes

[1]) Siehe bereits ROSEN (1896, S. 237) „Überhaupt scheint der Zeitpunkt, wann eine Zelle sich teilt, weniger nach Alter und Zustand der Zelle selbst (soweit diese überhaupt schon wieder oder noch teilungsfähig ist), als nach dem Bauplan des ganzen Organs geregelt zu sein.“ Man vergleiche insbesondere FITTING (1917).

Licht, indem ersteres viele Teilungen, letzteres nur Streckungen der Zelle (und eventuelle Kernvergrößerungen) hervorruft, so würde sich wohl in nicht zu ferner Zukunft ein Anschluß an die „chemische Physiologie“ herstellen lassen. Denn wir wissen ja, wie weitgehend der Chemismus der Zellen dabei in Mitleidenschaft gezogen werden muß. Man sieht vorerst freilich nur verschwommen, wie ein Zusammenarbeiten zwischen Karyologie und andern botanischen Disziplinen hier möglich wird. BLAAUW (1918, S. 199) betont, daß z. B. die vergleichenden Untersuchungen der „Lichtwachstumsreaktion“ ganz verschiedener Pflanzenorgane uns über den Zustand der inneren Zellverhältnisse in wichtiger Weise orientieren werden, und es wird damit auch von rein physiologischer Seite ein Bedürfnis gesehen, mit der Zellforschung zusammen zu arbeiten (vgl. bereits MACFARLANE 1902).

In den nachfolgenden Abschnitten wollen wir uns nun die morphologischen Bilder ansehen, die sich uns bei niederen wie höheren Pflanzen während der Mitosen darbieten. Abgesehen von gewissen Verschiedenheiten bei den Protophyten werden wir eine außerordentliche Gleichmäßigkeit des Verlaufs der Kernteilungen kennen lernen, die zudem in den wesentlichsten Punkten sehr nahe Beziehungen zum Geschehen in der tierischen Zelle aufweisen. Wenn wir hier noch gewisse ganz allgemeine Züge vorwegnehmen wollen, so wäre daran zu erinnern, daß jeder Kern, der sich zur Teilung anschickt, zunächst eine Flüssigkeitsaufnahme und damit eine Vergrößerung erfährt (s. bereits RHUMBLER 1898, S. 117 und R. HERTWIG 1903a b). Ferner beobachten wir meist eine stärkere Zunahme der färbbaren Kernbestandteile, die wir „Chromatin“ nannten. OES (1908, 1910) wollte ja hierbei die regulatorische Tätigkeit eines intracellularen Ferments, der Nuclease (s. oben S. 56) feststellen. Weiterhin hörten wir, daß die Kernbestandteile während der Teilung nicht die gleichen Reaktionen zu geben brauchen wie im Ruhekern.

Dann bilden sich — abgesehen von den Verhältnissen bei nur wenigen Protophyten — die einzelnen Teilstücke des Nucleus, die „Chromosomen“, als gesonderte „Individuen“ heraus, die sich längs teilen und zur Hälfte in den einen, zur andern in den zweiten Tochterkern befördert werden. Die Erscheinungen, die daneben im Cytoplasma und den „achromatischen“ Teilen des Kerns, vorzugsweise der Karyolymphe, sich abspielen, sind demgegenüber nur von sekundärem Interesse.

b) Die Promitosen der niederen Organismen und die Übergänge zu den typischen Mitosen

Inhalt: Definition der Promitosen. Der *„Euglena“*-Typus, der *„Hartmanella“*-Typus, der *„Ochromonas“*-Typus. Die Mitosen der Protococcales, die Promitosen bei den Algen (*Cladophora* und Siphonales); desgl. bei den Plasmodiophorales, die Mitosen der Chytridiaceen mit schönen „Übergangstypen“. Die Mitosen der Acrasiales und Myxogasteres. Die Mitosen der Exoasceen und Saccharomyceten. Scheinbare Promitosen bei Blütenpflanzen.

Würden wir streng historisch vorgehen, so dürften wir nicht mit der Schilderung der Verhältnisse bei den niedersten Organismen beginnen, da die Mitosen zunächst und fast ausschließlich bei den höheren Pflanzen erforscht wurden. Aber es erscheint reizvoll, bei einer handbuchmäßigen Darstellung gerade den phylogenetischen Anfängen der so komplizierten Kernteilungen nachzuspüren und dabei zu sehen, wie ge-

wissermaßen nach mannigfaltigen „Versuchen" schließlich ein Modus beibehalten wurde. Freilich sind manche abweichende Beschreibungen nur auf unvollkommene Technik und die bei der Kleinheit der Objekte hier besonders leicht sich einstellenden Beobachtungsfehler zurückzuführen. Und es dünkt mich fast, daß selbst manche karyologische „Feinheiten" zuweilen mit einer nicht ganz objektiven Betrachtungsweise zu erklären sind. Leider habe ich keine eigenen Erfahrungen auf dem Gebiete der Protistenzytologie, und daher will ich mich möglichster Zurückhaltung in der Kritik befleißigen. Ich halte es dabei aber für meine Pflicht, diejenigen Autoren hervorzuheben, die ich nach meinen sonstigen karyologischen Kenntnissen als die zuverlässigsten ansehe.

Daß zudem eine Schilderung der Kernteilungsmodi gerade bei diesen Gruppen noch verfrüht ist, mag aus den Worten des berufenen Protozoen-Forschers DOFLEIN (1916) hervorgehen, wonach alle Einteilungen hier noch vorläufige sind. Resumierend bemerkt er (S. 172), „daß die Mannigfaltigkeit bedingt wird durch das verschiedene Verhalten der zu aktiver Bewegung befähigten und der passiv transportierten Substanzen. Im allgemeinen betrachten wir als erstere die Kerngerüstsubstanz, die Substanz mancher Karyosomen und der Centriole. Die Kräfte, welche ihre Bewegung vermitteln, sind vermutlich dieselben, welche bei der Protoplasmabewegung wirksam sind: Oberflächenkräfte bei den flüssigen, Quellungs- und Gelatinierungsdruck bei den festen Bestandteilen. Diesen „achromatischen" Bestandteilen gegenüber scheinen die „chromatischen" sich nur passiv zu bewegen, geleitet durch Potentialdifferenzen in der „achromatischen" Grundlage des Kernbaus".

Nun wechselt der Bau des Ruhekerns gerade bei den Protisten sehr. Man denke nur an die „bläschenförmigen" Nuclei, bei denen außer einem „Binnenkörper" oder „Karyosom" kaum färberische Substanz erkennbar ist, und an die „massigen" Kerne der Peridineen. Und DOFLEIN fügt hieran die allgemeine Regel: „Je dichter derselbe strukturiert ist, je reicher er an festen oder zähflüssigen Bestandteilen ist, um so mehr nähert sich sein Teilungsbild dem der Mitose; je reicher an Flüssigkeit der Kern ist, desto mehr nähert sich sein Teilungsbild demjenigen der Metazoen- (resp. Metaphyten-)Kerne, ja er pflegt dann sogar an eine echte Mitose zu erinnern oder mit ihr vollkommen übereinzustimmen. Denn gerade in solchen Kernen sondern sich bei der Teilung Chromosomen oder chromosomenähnliche Bildungen scharf von der flüssigen Grundsubstanz ab." Im einzelnen sind die vorhandenen Modifikationen noch davon abhängig, ob der „Binnenkörper" typisches Chromatin oder Centriole oder beides besitzt oder ob ihm ein oder beide Bestandteile fehlen. Freilich im Schema scheint die Gliederung schärfer möglich als in der Wirklichkeit. Denn wir erinnern uns wieder an unsere Abgrenzungen des „Chromatins" (vgl. oben S. 50) und an die Frage der „Amphinucleolen" (vgl. S. 52). Ebenso ist die Existenz besonderer Centriole noch vielfach umstritten.

Wir wollen an den Anfang unserer Betrachtungen die Kernteilungen bei den Flagellaten und den unmittelbar davon abgeleiteten Gruppen stellen, da wir wohl annehmen dürfen, daß wir hier annähernd „primitive" Verhältnisse vor uns haben, soweit solche uns überhaupt erhalten geblieben sind. Die sonstige phylogenetische Klassifikation wird uns aber noch am ersten den Weg zeigen, wo wir anstatt von primitiven lieber

von „reduzierten“ Kernteilungen zu reden haben. Und wir werden z. B. bei den Saccharomyceten mit ihren scheinbar ganz ursprünglichen Verhältnissen lieber abgeleitete und sekundär vereinfachte Kernteilungsformen sehen.

Nägler (1909) beschrieb bei *Amoeba* eine Form als „Promitose“, bei der die Teilung damit beginnt, daß sich innerhalb des Karyosoms ein vorhandenes selbständiges Gebilde, ein „Centriol“ teilt. Die beiden Tochtercentriole bleiben aber, während das Karyosom in die Länge gezogen wird, durch einen feinen Strang, eine „Centrodesmose“, noch eine Zeit lang verbunden (vgl. auch M. Hartmann 1911). Nun trennen sich die beiden Hälften des Nucleolus völlig voneinander durch Einschnürung ungefähr im Sinne des „Remakschen Schemas“, das s. Z. (vgl. oben S. 233) für den ganzen Kern aufgestellt war. Der außerhalb des Karyosoms gelegene „Außenkern“ zeigte währenddes eine Konzentration chromatischer Substanz in der Gegend des Äquators des ursprünglichen Kerns und lieferte so eine „Äquatorialplatte“, diese konnte manchmal durch chromatisches Material aus dem Binnenkörper ergänzt werden. Schließlich ist noch, ebenfalls aus dem Außenkern stammend, eine streifige Differenzierung an fixierten Präparaten zu bemerken: die „Kernspindel“. Darauf sieht man eine Wanderung der chromatischen Substanz zu den Polen, wobei die Spindel das Substrat für die Bewegungen abgibt, und eine dabei stattfindende Halbierung der Masse. Polwärts angekommen, umgibt das „Chromatin“ die Tochterkaryosome mit dem Tochtercentriol, eine neue Kernwand bildet sich darum, und das Stadium des Ruhekerns ist wieder erreicht.

Dieser Modus ist offenbar bereits das Resultat langer Entwicklung. Ob man mit Alexeieff (1912, 1913) daneben noch den der „Protomitose“ unterscheiden soll, bei dem die Äquatorialplatte nicht scharf ausgebildet ist und die chromatische Substanz während der Teilung mehr oder weniger diffus bleibt, erscheint mir noch unsicher. Ganz strittig ist auch die Rolle, die das Centriol im Innern spielt. Das zeigt sich so recht bei der Beurteilung der Promitose von *Euglena*. Die Gattung war die erste, bei der im Jahre 1894 (b) Blochmann, 1895 Keuten das eigentümliche karyosomale Verhalten des Nucleolus feststellten; und Dangeard (1902a) machte dann ausführlichere Angaben. Im übrigen verweisen wir auf die wechselvolle Geschichte unserer karyologischen Erkenntnisse in der Darstellung von Tschenzoff (1916). Dieser ist im Gegensatz zu der Schule M. Hartmanns (s. auch Hartmann u. Chagas 1910) wie zu Karl (1915)[1]) überzeugt, daß bei *Euglena* ein Centriol völlig fehlt. Ja, es erscheint ihm gänzlich ungerechtfertigt, dem Binnenkörper überhaupt eine „leitende Rolle“ bei der Teilung zuzuerkennen. Während dieser sich, wie das alle Beobachter sahen, verlängert (Fig. 155 d—e) und während er an den Enden etwas anschwillt (f), haben sich im Außenkern deutliche chromatische Fäden ausgebildet. Und eine Art Entmischung der kolloiden Substanz des Ruhekerns (a) bringt es mit sich, daß dabei gesonderte Körper, die Chromosomen (b, c, d), sich einfinden. Sie stellen sich zunächst parallel zur Längsachse des Binnenkörpers („Prophase“ Strasburger 1884b)[2]), selten erfahren sie schon

[1]) Auch Frau Haase-Bessell (1910b) glaubte noch, daß „vielleicht“ ein Centriol da wäre.

[2]) Siehe auch die historischen Daten bei Sharp (1921, S. 143—144, Anmerk.).

jetzt eine Teilung (e). In einer folgenden „Metaphase" (= FLEMMINGS (1882) „Metakinese") rücken sie nach der Äquatorialebene und bilden schließlich eine Art Ring um das Karyosom. Darauf erfolgt — und das ist recht eigenartig — ein Zusammentreten zu zweien (entgegen DANGEARD (1902a), der hier eine Querspaltung beschrieb). Während nun die Chromosomen zu den Polen wandern, und zwar so, daß von jedem Paar das eine zum oberen, das andere zum unteren Pol geht, schnürt sich das Karyosom durch (g). Wir treten damit in die „Anaphase", und hier beginnt sich bei *Euglena* normal die Chromosomenlängsspaltung zu zeigen, die kurze Zeit darauf, in der „Telophase", durchgeführt ist (h). Dadurch wird die Chromosomenzahl wieder auf die normale Höhe geführt. Wir können, sofern TSCHENZOFFS Darstellung in diesem wichtigen Punkt korrekt ist, feststellen, daß die Längsspaltung als eine Art unmittelbarer Reaktion auf die Entfernung der halben Chromosomenmenge aus dem Kern auftritt. Diese längsgespaltenen Chromosomen bewahren ihre „Individualität", auch wo sie in der Kernruhe verwischt erscheint, bis zur nächsten Teilung. Hier trennen sie sich nach vorhergehender Paarung dann wieder in zwei Gruppen.

Im Lichte dieser neueren Erkundigungen müssen wohl die älteren Studien von DANGEARD (1902a, 1910a) für andere Euglenen sowie die verwandten Gattungen *Phacus, Trachelomonas, Euglenopsis* und *Peranema* sowie die von M. HARTMANN und CHAGAS (1910) für *Peranema* einer Revision unterzogen werden. Insbesondere ist die Querteilung der Chromosomen wie auch DANGEARDS Vorschlag, diese als „Chromospiren" (1902, S. 131) zu bezeichnen, da ihre Individualität dem französischen Forscher nicht klargestellt war, aufzugeben.

Nun sind die Euglenaceen schon recht abgeleitete Flagellaten, ja wie die Systematiker uns lehren, sogar aller Wahrscheinlichkeit nach der Typus eines Astes, der sich nicht weiter entwickelt hat. Wenn also auch hier ein Centriol als „primum movens" nicht mehr nachzuweisen wäre, könnte es bei andern Vertretern der Flagellaten darum doch noch da sein. Wenigstens wird es uns schwer, an reine Zufälligkeit zu glauben, wenn ein solch exakter Forscher wie TH. V. WASIELEWSKI (s. v. W. u. HIRSCHFELD 1910) bei seinen Strohamöben bereits eine ganz ähnliche Differenzierung in Karyosom und Chromosomen beschrieb, wie wir das für die Prophasen von *Euglena* sahen, aber ausdrücklich zu Beginn der Teilung die Halbierung eines Centriols im Innern des Karyosoms wahrnahm.

Wir werden wohl am besten der vorsichtigen Formulierung DOFLEINS zustimmen (1916, S. 30), wenn er sagt: „So kann man wohl vermuten, daß unter der Bezeichnung „Centriol" Bildungen von verschiedener Natur zusammengeworfen werden. Jedenfalls berechtigen uns unsere bisherigen Kenntnisse über sie nicht zu weitreichenden Theorien und zur Annahme ihrer Continuität bei allen Vermehrungsvorgängen."

Ebenso erlaubt die zweite von uns oben erwähnte Besonderheit, die Unabhängigkeit des Karyosoms vom „Chromatin" des Außenkerns, zurzeit noch keine durchgreifende Scheidung. Aber es sei doch wenigstens ein Beispiel für ein Karyosom mit Amphinucleolus geschildert. JOLLOS (1917) beschrieb uns in der Amöbe *Hartmanella* einen sicheren derartigen Fall. Denn bei ihrer Promitose wird die Äquatorialplatte rein aus den Elementen des Karyosoms gebildet und der Außenkern dürfte

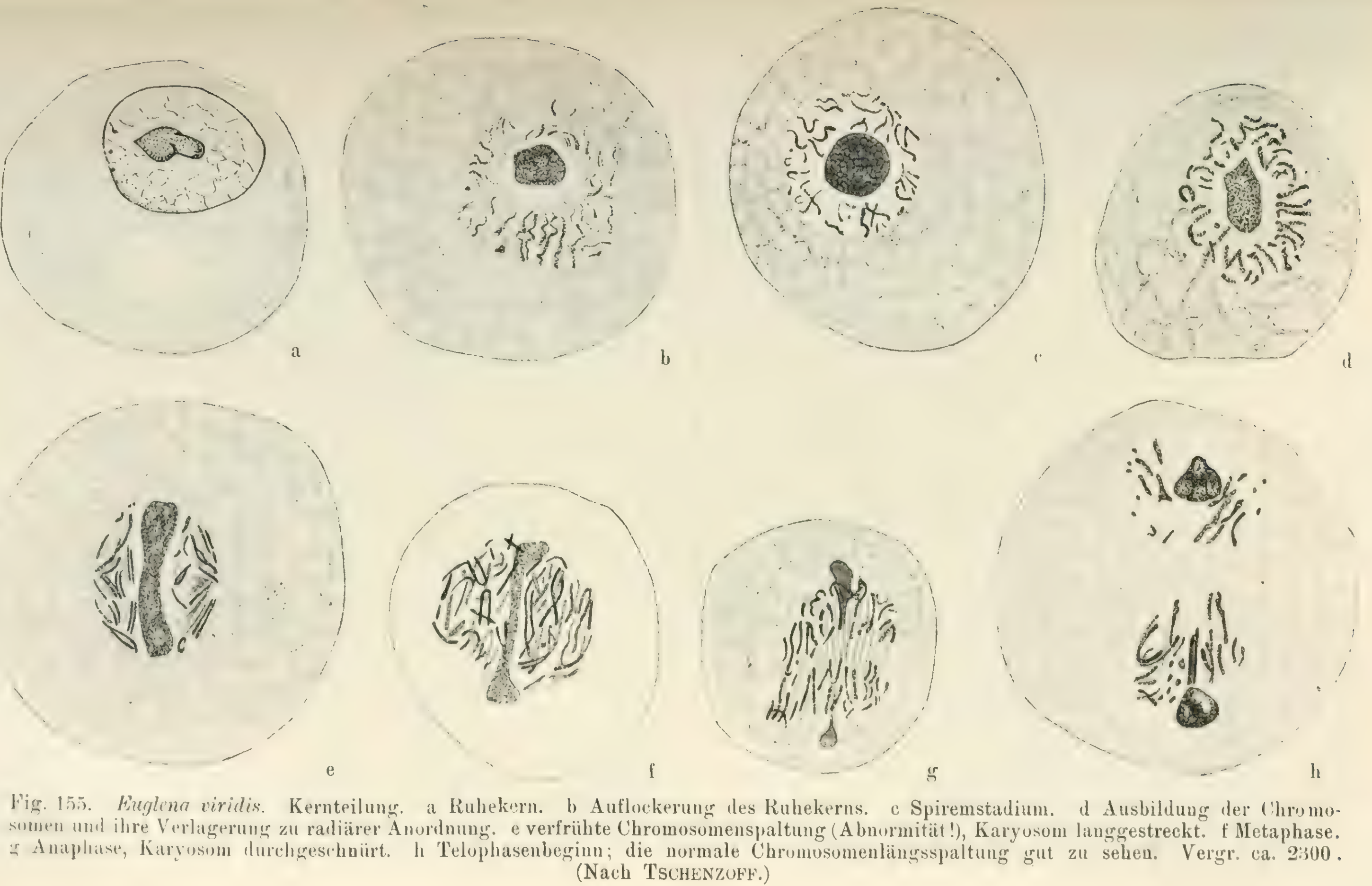


Fig. 155. *Euglena viridis*. Kernteilung. a Ruhekern. b Auflockerung des Ruhekerns. c Spiremstadium. d Ausbildung der Chromosomen und ihre Verlagerung zu radiärer Anordnung. e verfrühte Chromosomenspaltung (Abnormität!), Karyosom langgestreckt. f Metaphase. g Anaphase, Karyosom durchgeschnürt. h Telophasenbeginn; die normale Chromosomenlängsspaltung gut zu sehen. Vergr. ca. 2300. (Nach TSCHENZOFF.)

nur für die „Spindel“ in Betracht kommen. In der Metaphase sehen wir diesen dann geschwunden und an seiner Stelle die Kernspindel mit 10—16 chromosomenähnlichen Gebilden, die „nur selten klare spitze Pole mit centriolartigem Körperchen besitzt“. Jedes der „Chromosomen“ teilt sich nun der Quere nach; die Tochterplatten rücken auseinander, „während die ursprünglich einheitlich erscheinende achromatische Substanz des Karyosoms sich in allmählich klarer sichtbare Spindelfasern umwandelt. Unter den Spindelfasern tritt gelegentlich eine besonders hervor, die von Pol zu Pol zu verfolgen ist und hier in kleine dunkler gefärbte Körperchen mündet — Centrodesmose und Centriole. In der Regel aber finden wir tonnenförmige Spindeln ohne derartige polare Differenzierung“. Darauf strecken sich die Spindelfasern stark in die Länge, die einzelnen „Chromosomen“ fließen in 3—4 größere zusammen und stellen schließlich einheitliche Dinge dar. In der Telophase sieht man dann die feine Kernmembran erscheinen, die Tochterplattenringe lockern sich auf und verschmelzen schließlich mit der achromatischen Substanz zum neuen Karyosom.

Wir sehen also deutlich einen Übergang des Karyosoms zu einer Spindel und damit hierin ein Verlassen des eigentlichen Charakters der Promitose. Die Grenzen sind jedenfalls fließend. Auch KÜHN (1915) weist darauf hin, daß bei den Amöben manchmal die „Binnenkörper“ noch als Teilungsorgane funktionieren und bei anderen deren „stemmende Wirkung“ sicherlich keine Vorbedingung für die Teilung ist (vgl. auch DANGEARD 1900c, 1910a). Ist hierin bei *Hartmanella* bereits eine phylogenetisch progressive Erscheinung zu sehen, so müssen wir die mangelnde Unabhängigkeit des Chromatin vom Karyosom als „primitiv“ werten. Und systematisch lassen sich solche Differenzen schwer fassen, wenn wir sehen, daß z. B. auch die euglenoide *Scytomonas* (BERLINER 1909, SCHÜSSLER-M. HARTMANN 1917, hier auch die sonstige Literatur) eine reine Karyosommitose mit Amphinucleolus besitzt. Denn der Binnenkörper liefert hier wieder Centriol, Spindel und „Chromosomen“. Aus dem Außenkern gehen nur die „Pseudopolkappen“ hervor, die sich um die Tochterchromosomen verteilen und mit ihnen zusammen in die Substanz des Ruhekerns eingehen.

Von einigen Cryptomonaden wird gleichfalls berichtet, daß das Karyosom die Chromosomen entstehen läßt. Das sahen M. HARTMANN und CHAGAS (1910) bei *Cyathomonas truncata;* der Außenkern soll sich nur an der Spindelbildung beteiligen (vgl. auch DANGEARD 1910a). Und SCHUSSNIG (1919) meint ganz allgemein, daß bei manchen Angehörigen dieser Gruppe sich etwas „generatives Material“ im Karyosom befinde.

Anders scheinen sich die Chrysomonaden zu verhalten. Die alten Angaben von FISCH (1885b) für *Chromulina* sind freilich in keiner Weise verwendungsfähig. Aber DOFLEIN (1918, 1919) verdanken wir eine schöne Studie für *Ochromonas granularis.* Es ist von Interesse, daß auch hier der Binnenkörper nicht mehr wie bei *Euglena* erhalten bleibt, sondern wie bei *Hartmanella* zu Beginn der Teilung zu verquellen beginnt. An seiner Stelle findet sich die intranucleäre Spindel ein, die anfangs stumpf ist, sich aber immer weiter zuspitzt. Während der Anaphase entwickelt sich dann ein homogenes, zylindrisches Zwischenstück zwischen zwei immer kleiner werdenden „Polkegeln“. In der Telophase endlich wird der Rest zu einem dünnen Strang, den DOFLEIN als elasti-

schen stemmenden Stab auffaßt. Durch ihn werden wohl die beiden aus dem Außenkern gebildeten Chromosomen an die Pole befördert werden. Die Teilung der Chromosomen geschieht hier — wie bei *Euglena* nur ausnahmsweise — ausschließlich während der Metaphase durch Längsspaltung. *Ochromonas* verhält sich also bezüglich der Entstehung der Chromosomen wie *Euglena*, bezüglich des Verhältnisses des Karyosoms zur Spindel wie *Hartmanella*. Von einem besonderen Centriol hören wir wieder nichts, während HOFENEDER (1913) ein solches für *Chromulina* angibt.



Fig. 156. *Polytoma uvella*. Mitose mit Centriolen. Vergr. 2400. (Nach ENTZ, aus DOFLEIN.)

Ähnlich wogt für die Chlamydomonadinen und die verwandten Protococcales noch der Streit hin und her, ob Centriole vorhanden und notwendig sind oder fehlen können. Gar nichts über Centriole sagen z. B. noch CAVARA (1906) für *Dunaliella* und KEEBLE und GAMBLE (1907) für die Algenzellen aus, die mit *Convoluta* in Symbiose leben und Chlamydomonaden sind[1]). Für ihre Existenz treten ein TIMBERLAKE (1901) und YAMANOUCHI (1913a) für *Hydrodictyon*, v. PROWAZEK (1901, 1903) und ENTZ (1913b, 1918) für *Polytoma*[2]) (Fig. 156), M. HARTMANN (1904) für *Volvox*, BEAUREPAIRE ARAGÃO (1910) für *Polytomella*[3]), CHATTON (1911) für *Pleodorina*, G. M. SMITH (1916a) für *Characium*, M. HARTMANN (1916, 1918b, 1921) für *Chlorogonium* und *Eudorina*, G. M. SMITH (1918) für *Tetraedron*. Gegen die Notwendigkeit von Centriolen sprachen DANGEARD (1900d) für *Pandorina*, MERTON (1908) für *Pleodorina*[4]), REICHENOW (1909) für *Haematococcus*, MAC ALLISTER (1913a) für *Tetraspora*, JAMESON (1914)[5]) für *Parapolytoma* (Fig. 157), G. M. SMITH (1916b) für *Pediastrum*, sowie DOFLEIN (1918, 1919) für *Polytomella* und *Volvox*[6]). Dieser Autor führt näher aus, wie das Karyosom zu Beginn der Mitose anschwoll, um dann in eine Gruppe stark färbbarer sich völlig lösender Klumpen zu zerfallen. Sie verschwinden zum Teil

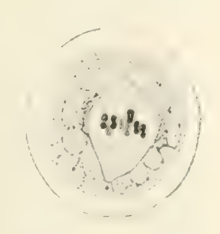


Fig. 157. *Parapolytoma satura*. Mitose ohne Centriol. Vergr. 2400. (Nach JAMESON, aus DOFLEIN.)

[1]) Ob hier wirklich das Karyosom amphinucleär ist, wie die Autoren meinen, wäre wohl noch exakt zu erweisen. Das gleiche gilt für die Behauptung von GRIGGS (1912), daß „*Rhodochytrium*" chromatinhaltige Nucleolen habe. Herr Kollege DIELS-Berlin war so freundlich, mir auf Anfrage mitzuteilen, daß es sich hier um farblose Protococcaceen handele. Ebenso wäre für *Chlorochytrium* die Angabe von BRISTOL (1917) über Chromatinnucleolen erst noch zu verifizieren.

[2]) Die ersten Mitosen sah bei dieser Gattung bereits BLOCHMANN (1894a).

[3]) BEAUREPAIRE ARAGÃO meinte, daß der Außenkern zwar die Chromosomen bilde, aber daß auch das Karyosom in eine unbestimmte Zahl von Chromosomen zerfallen solle. Es handelte sich da wohl indes um die „Körnchen", wie sie DOFLEIN für *Polytomella* beschrieb.

[4]) MERTON glaubte, daß das Karyosom hier das gesamte Chromatin enthalte. Das kommt mir im Hinblick auf die verwandten Gattungen sehr unwahrscheinlich vor.

[5]) Auch JAMESON meinte, daß hier Amphinucleolen vorhanden seien.

[6]) DOFLEIN sieht für *Volvox aureus* zwar „kornähnliche Gebilde" an den Spindelpolen, die an Centriole erinnerten, aber er glaubt, daß es sich nur um „plasmatische Verdichtungen" ohne Centriolcharakter handele. Denn manchmal waren die Pole auch ganz stumpf und gar nicht auf ein „Teilungsorganell" hin centriert.

bald. Einzelne Brocken aber können sich in die Länge strecken und unter Verquellung resp. Verflüssigung sich zu einer Art „Fasern“ ausbilden. „Dann kommen eigenartig gestreifte Spindeln zustande, in deren Grundsubstanz sich scharfe Längsstreifen bemerkbar machen.“ Und wir sehen alle Übergänge zum typischen Karyosom. Wenn die Substanz des Binnenkörpers relativ dicht und zähflüssig bleibt, so kann selbst eine schöne Karyosom„hantel“ wie bei *Euglena* auftreten. Die Chromosomen teilen sich anscheinend in den einzelnen Fällen verschieden, nämlich während der Pro-, Meta- oder Anaphasen, ja das eine oder andere Chromosom kann den andern dabei vorauseilen.

Besondere Erwähnung von den oben aufgeführten Arbeiten über Protococcales-Mitosen verdient wohl noch die von M. HARTMANN über *Chlorogonium euchlorum*. Auch hier verschwindet der Nucleolus zwar in der Regel mit dem Augenblick der Spindelbindung: aber diese soll typisch von einem Centriol ihren Ursprung nehmen, das in den Prophasen an der Kernwandung auftritt. Nachdem sich die Chromosomen hier differenziert haben, bildet sich zwischen ihnen und dem Centriol eine Halbspindel aus, zu der das Material vom Nucleolus verwendet sein mag. Das Centriol teilt sich darauf und während das eine an einem Spindelpol bleibt, rückt das andere an der Kernmembran entlang nach der gegenüberliegenden Kernseite, um hier die zweite Halbspindel zu formieren. Die Chromosomenlängsspaltung findet in der Metaphase statt und im gleichen Stadium sieht man meist noch zwei unabhängige Chromosomen einander paarweise genähert, wie wir es bei *Euglena*-Kernen, wie es aber vorübergehend auch ENTZ bei *Polytoma* und DOFLEIN bei *Polytomella* sahen. Während der Telophasen erscheinen die Tochter-Chromosomen mit dem inzwischen neugebildeten Nucleolus vorübergehend vereinigt. Dann zerfällt dieser Komplex aber, indem er das Chromatin in Form von Körnchen an den Außenkern abgibt. Zur Zeit der Kernruhe sind jedenfalls dieser und der Binnenkörper scharf gesondert. *Eudorina elegans* stimmt nach M. HARTMANN (1921) im Prinzip genau mit *Chlorogonium* überein. Nur ist von Interesse, daß Halbspindeln nicht immer sich bei der Mitose zu zeigen brauchen. Bei der zweiten Kernteilung ist das zwar der Fall, nicht jedoch bei der ersten zu Beginn einer Koloniebildung. Diese Differenz möchte M. HARTMANN auf die verschiedene Lage des Centriols und das zeitlich verschiedene Auftreten der Chromosomen zurückführen. Liegt das Centriol (S. 231) „ganz im Innern (des Kerns), so entsteht in seinen Prophasen durch seine Polarität direkt eine Ganzspindel. Liegt es dagegen an der Kernmembran und gelangen die Chromosomen schon vor seiner Teilung zur Ausbildung, so entsteht erst eine Halbspindel, die sich hierauf verdoppelt und durch die Gegenüberstellung der beiden Halbspindelhälften zur Ganzspindel wird“.

Indes lesen wir gleich in der letzterschienenen Publikation über Protococcaceen-Mitosen, nämlich in der von W. ZIMMERMANN über *Volvox*, daß die Notwendigkeit von Centriolen für die Spindelentstehung doch noch nicht so allgemein angenommen wird. Denn bei *Volvox aureus* konnten „centriolartige Gebilde“ nicht durchweg gefunden werden (S. 267), dagegen liegen in der Regel im Cytoplasma den Spindelpolen Plasmaballungen an, die von den Spindelfasern nur schwer abzugrenzen waren, da die Kernmembran an den Spindelpolen frühzeitig verschwindet. Unipolare Spindeln zeigten sich überhaupt nicht. Und auch in der Meta-

phase trafen sich die Polenden „meistens . . . nicht in einem Centriol“. Nur „in einigen wenigen Prozenten der beobachteten mehreren hundert späten Metaphasen“ wurden „scharf begrenzte unzweifelhaft centriolähnliche Gebilde an den Polen erkannt“. Die Frage einer Persistenz und Notwendigkeit für die Mechanik der Mitose bleibt also hier völlig offen.

Die sonstigen Angaben bei ZIMMERMANN über die Kernteilung von *Volvox* entsprechen dem normalen Verhalten.

Wir dürfen von besonderer „Promitose“ eigentlich bei den meisten der Protococcales gar nicht mehr sprechen, denn das für diese charakteristische „Karyosom“ bleibt ja nicht während der ganzen Mitose erhalten, sondern verquillt und bildet sich zu einer Spindel um. Aber wir sahen doch zur Genüge, daß jede schematische Grenzführung Verwandtes auseinanderreißen müßte, und haben darum die gesamten Flagellaten und die von ihnen unmittelbar „abgeleiteten“ Familien im Zusammenhang behandelt. Die sonstigen — oft weiter abweichenden Flagellatentypen haben wir aber hier nicht zu erörtern, wir müssen uns auf die „pflanzlichen“ beschränken und können für die farblosen, „tierischen“ Flagellaten daher nur auf DOFLEINS (1916) ansprechende Zusammenfassung verweisen. Ebenso müssen wir die Amoeben beiseite lassen. Wenn wir oben kurz auf einige eingingen, so war es nur deshalb, weil sie uns „Typen“ vorstellten, die wir auch bei den Flagellaten wiederfanden.



Fig. 158. *Cladophora glomerata*. Mitose. a Ruhekern. b und c „Spirem“. d hantelförmige Verlängerung des Karyosoms und Beginn der Anaphase. e—g fortschreitende Wanderung der Chromosomen zu den Polen und Durchschnürung der Karyosomhantel. h—i ausgesprochen starke Verbindung der Tochterkerne durch eine Art „Centrodesmose“. (Nach NĚMEC.)

Dagegen wollen wir noch die Besprechung einiger Fadenalgen hier anschließen, deren Mitosen manche Ähnlichkeiten zu den Promitosen aufweisen. Auch hier haben wir für nahe Verwandte verschiedene Beschreibungen. Und es wird weiterer Studien bedürfen, um zu eruieren, ob in der Tat größere Differenzen vorhanden sind oder ob einige der Autoren sich geirrt haben. Das gilt gleich für die zu den Siphonocladiales gerechnete Gattung *Cladophora*.

NĚMEC (1910b) beschrieb für *Cl. glomerata* das Vorhandensein eines typischen Karyosoms, das sich während der Teilung nach *Euglena*-Art verlängert (Fig. 158) und schließlich in der Mitte durchschnürt. Und charakteristisch erscheint auch, daß die Tochterkerne durch eine Art Karyodesmose noch für einige Zeit verbunden bleiben. Ein Centriol aber wurde nicht gesehen. Die Chromosomen bilden sich aus dem Außenkern, sie zeigen die Längsspaltung in der Metaphase und wandern dann

innerhalb der intranucleären Spindel zu den Polen. Die Tochterkerne rekonstruieren sich nach einer Vakuolisierung der Chromosomen und Ausbildung einer Kernmembran. An der Seite nach der Äquatorialebene hin bleiben sie indes noch länger „offen", da ja hier der „Verbindungsfaden" mit dem Schwesterkern noch nicht eingezogen ist. Ein solches Stadium kann fast den Eindruck hervorrufen, als sei eine „Mitose" vorhanden und die vorherige Differenzierung der Chromosomen gar nicht erfolgt.

Ganz anders beschreibt indes Miss CARTER (1919b) die Verhältnisse bei einer Rasse der gleichen Spezies (Fig. 159). Sie gibt hier wie für das verwandte *Rhizoclonium hieroglyphicum* an, daß die Nucleolen in der frühen Prophase verschwinden und demnach von Karyosomen nichts zu sehen ist. Auch meinte sie im Gegensatz zu NĚMEC ein kontinuier-



Fig. 159. *Cladophora glomerata var. simplicior.* Mitose. a Ruhekern. b - c Prophasen. d Metaphase. e – g Anaphasen. h Telophase. Ein besonderes Karyosom ist nirgends zu sehen. (Nach CARTER.)

liches chromatisches Band („Spirem") zu sehen, das dann erst in die Einzelchromosomen zerfallen soll. Das Verhalten der Chromosomen selbst beschreibt sie wie der böhmische Forscher. — Auch gibt sie noch eine kurze Zeit dauerndes Zusammenhalten der beiden Tochterkerne an. Doch sollen die „Spindelfasern" dies ausschließlich übernehmen. Und die Kernspindel ist es, die sich nach ihr in der Äquatorialgegend einschnürt.

Eine Versöhnung der beiden gegensätzlichen Angaben sehe ich darin, daß das „Karyosom" bei Miss CARTERS Individuen mehr durch Wassereintritt verquollen war als bei denen von NĚMEC. Erinnern wir uns an die Beobachtungen von DOFLEIN für *Polytomella*. Da kamen auch alle Übergänge zwischen typischem Karyosom und scheinbar völliger Lösung vor. Wir sehen so wohl am besten die nur sehr relative Wichtigkeit der Persistenz des Binnenkörpers.

Die Unregelmäßigkeiten, die Miss CARTER bei der Teilung von *Cladophora glomerata* var. *fasciculata* sah, „the chromosomes following one after the other in an irregular fashion instead of being pulled apart by the fibres of the spindle in two compact masses, whilst the spindle itself was often bent", zeigen auch nur, daß die Kernteilungen bei den einzelnen Rassen ziemlich variabel verlaufen können.

Ganz ähnlich wie die karyologischen Bilder von *Cladophora* dürfen wir wohl auch die gewisser Siphonales bewerten, nämlich die für

Valonia reticularis von SCHMITZ (1879a) und FAIRCHILD (1894) und die für *Codium tomentosum* von BERTHOLD (1880, 1881) gegebenen. Freilich sind alle Angaben etwas alten Datums und verdienten eine neuerliche Nachprüfung. Sicher scheint zu sein, daß der Kern sich als ganzes ellipsoidisch streckt und durch eine äquatoriale Furche schließlich geteilt wird und ebenso, daß die beiden Tochternuclei noch eine Zeitlang in Verbindung bleiben. Ob aber Karyosome vorhanden sind, oder ob Centriole auftreten, wissen wir jedoch noch nicht.

Von sonstigen Siphonales hören wir nur durch DAVIS (1908), daß in den Mitosen der keimenden Sporen von *Derbesia* „a minute granule at each pole" wäre, also wohl ein Centriol, und durch KURSSANOW (1911b) haben wir für *Vaucheria* eine Beschreibung, die in etwas an die von Miss CARTER für *Cladophora* gegebene erinnert (Fig. 160). Wir sehen wenigstens auch ein frühes Verschwinden des Binnenkörpers und eine intranucleäre Spindel, welche z. T. noch längere Zeit nach dem Erreichen der Telophasen erhalten bleibt. So ist eine Verbindung durch einen Teil des Mutterkernmaterials in beiden Fällen in ähnlicher Weise gewährleistet.

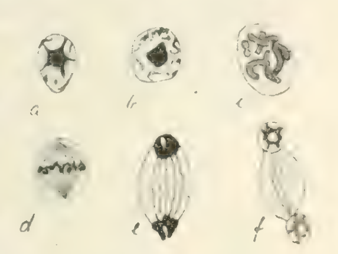


Fig. 160. *Vaucheria uncinata.* a ruhender Kern. b frühe Prophase. c spätere Prophase. d Metaphase mit intranucleärer Spindel. e Anaphase. f Telophase. Vergr. 1500. (Nach KURSSANOW.)

Das „Bündel von Verbindungsfäden" würde also wie eine Centrodesmose wirken. Wenn RAUWENHOFF (1887, S. 137) und GOLENKIN (1899) für *Sphaeroplea* reine Amitosen beschrieben, so hatten sie vielleicht auch nur die Endstadien von ähnlich sonderbaren Mitosen gesehen[1]. Die Angabe von SCHUSSNIG (1919), nach der auch eine Ulotrichale, nämlich *Chaetophora* sich wie *Cladophora* (nach NĚMEC) verhalte, ist vorläufig noch ohne ausführlichere Belege gemacht. Für *Ulothrix subtilis* endlich konnte G. HAASE-BESSELL (1910a) nicht klar erkennen, ob irgendwelche Beziehungen zu einer Promitose vorliegen: die „hantelförmige Teilungsfigur" scheint dafür zu sprechen.

Wenden wir uns jetzt zu den „farblosen" Organismenreihen, die man phylogenetisch von den Flagellaten unmittelbar abzuleiten pflegt und die nach allgemeiner Gewohnheit doch noch zu den Pflanzen gerechnet werden, so hätten wir in allererster Linie in den Plasmodiophoraceen schöne Beispiele für typische Promitosen.

Am meisten wurde in dieser Beziehung *Plasmodiophora Brassicae* untersucht. Schon S. NAWASCHIN (1899) beschrieb, daß die Kernteilung hier durch eine Einschnürung des Karyosoms eingeleitet würde, das damit Hantelform annähme und sich schließlich durchteilte. Auch beobachtete er vor den beiden Tochterkaryosomen je ein „vollkommen unfärbbares Bläschen", das an den Spindelpol ginge und hier wie eine winzige Vakuole aussähe. Die Äquatorialplatte bildet sich aus dem Außenkern und dürfte sich in typischer Weise spalten. Eine Kernspindel befördert

[1] Daneben aber sah GOLENKIN (1899) auch deutliche Mitosen. Die Amphinucleolen, die er wenigstens zeitweise bei den Teilungen wahrnahm, erscheinen uns nicht genügend sicher (vgl. auch KLEBAHN 1899).

die chromatische Hälfte an die Pole und verbindet sie noch längere Zeit durch ihre „Membran“. So bleiben sie paarweise zusammen gelagert. v. PROWAZEK (1902, 1905) läßt zuerst in dem Binnenkörper eine Sonderung in einen chromatischen und einen achromatischen Teil vor sich gehen und ersteren sich in Karyosom und Äquatorialring weiter teilen. Er glaubt also an „Amphinucleolen“, das übrige sieht er wie S. NAWASCHIN. MAIRE und TISON (1909, 1911a) bestätigen und erweitern dann diese Funde für *Plasmodiophora* sowie für die verwandten Gattungen *Sorosphaera*, *Tetramyxa*, *Ligniera* und *Molliardia* (Fig. 161—163). Insbesondere geben auch sie an, daß das ganze Chromatin zeitweise in einem Amphinucleolus lokalisiert ist. Wenn daneben noch im Außenkern kleine Chromatinkörnchen zu sehen wären, so sollen diese für „chromidies sécrétrices“ bestimmt sein und schließlich ins Cytoplasma diffundieren. Die Centriole, die man bei jeder Teilung sehr ausgesprochen, umgeben von einer

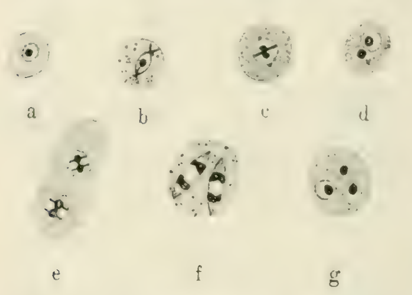


Fig. 161. *Sorosphaera Veronicae.* Teilungen in den Myxamöben. Man beachte den Gegensatz zwischen dem Binnenkörper und der ringförmig darum gelagerten Äquatorialplatte. a—d erste, e—g zweite Teilung. Vergr. 925. (Nach MAIRE und TISON.)

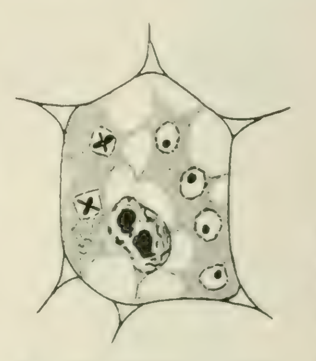


Fig. 162. *Tetramyxa parasitica.* Zwei Plasmodien in einer Wirtszelle (von Ruppia). Die Kerne des einen sind in Ruhe, die des anderen in Metaphasen. Zwischen den Parasiten befindet sich der große Kern der Wirtszelle. Vergr. 925. (Nach MAIRE und TISON.)

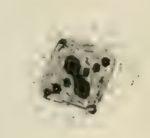


Fig. 163. *Tetramyxa parasitica.* Metaphase bei stärkerer Vergrößerung. Das hantelförmig eingeschnürte Karyosom, die ringförmig gestellten Chromosomen und die faserige Spindel deutlich zu sehen. Vergr. 2300. (Nach MAIRE und TISON.)

Strahlung, beobachten kann, kommen aus dem Karyosom und bleiben dauernd mit ihm durch einen feinen Faden verbunden. Dann bildet sich dieses zu einer Art „Äquatorialring“ um, und der Kern bekommt dabei die Form eines „fuseau très court et très renflé, aussi large et même plus large que long“. Bald zeigt sich die Form eines Kreuzes, in dem die eine Achse (in Projektion) von dem Ring, die andere von dem sich verlängernden Karyosom gebildet wird. Außerhalb des Kreuzes bildet sich aus dem Material des Außenkerns die achromatische Spindel. Oft läßt sie — wie übrigens auch bei *Vaucheria* (Fig. 160) — noch einen Zwischenraum zwischen sich und der Kernmembran erkennen. Im Äquatorialring differenzieren sich derweils die einzelnen Chromosomen, ihre Spaltung tritt ein und die beiden Tochtergruppen entfernen sich innerhalb, vielleicht mit Hilfe der Spindel. Das Karyosom verdickt sich hantelförmig an den Enden und reißt schließlich in der Mitte durch. Um seine Enden legen sich die polwärts gewanderten chromatischen Ringe, schon bevor sie ganz an den Polen angelangt sind. Endlich

bilden sich die Ruhekerne aus, und in ihnen formen sich aus Fusion von Chromatin und Binnenkörper die neuen Amphinucleolen resp. Karyosome.

Von Interesse ist, daß *Molliardia Triglochinis*, die sich sonst ganz wie die anderen Plasmodiophoraceen-Gattungen verhält, zuweilen auch „abnorme Teilungen“ aufwies. Darunter befanden sich solche, die gar kein Karyosom besaßen. Wir haben also auch wieder eine völlige Parallele zu *Polytomella* und *Cladophora* und dürfen wohl daraus folgern, daß selbst eine weitgegangene Aufquellung, wobei die Färbbarkeit ganz verloren gehen kann, die Kernteilung nicht zu sistieren braucht. Unsere Zweifel an der Notwendigkeit der Karyosome als „Teilungsorgane“ auch in den übrigen Fällen werden darum nicht geringer.

Nach den beiden französischen Autoren haben noch BLOMFIELD und SCHWARTZ (1910) über *Sorosphaera Veronicae*, SCHWARTZ (1910a b) über *S. Junci* und (1911) *S. graminis*, OSBORN (1911), HORNE (1911) sowie kurz auch KUNKEL (1915) über *Spongospora Solani* gearbeitet. Das charakteristische „Kreuzstadium“, wie auch die sonstigen Angaben wurden im wesentlichen bestätigt. Nur hat KUNKEL keine Centriole gesehen. Ferner fand WINGE (1913a) für *Sorodiscus Callitrichis* die gleichen Phasen wie MAIRE und TISON für ihre Objekte. Und ebenso dürfte sich nach FERDINANDSEN und WINGES (1920) Zeichnungen *Clathrosorus Campanulae* verhalten. Nähere Angaben liegen freilich noch nicht vor.

Gewisse Chytridiaceen haben uns sehr bemerkenswerte Analogien zu den Plasmodiophorales (siehe vor allem SCHWARTZ 1914) gebracht. NĚMEC (1911b) beschrieb z. B. für *Sorolpidium Betae*, daß hier große Karyosomen vorhanden sind, die sich bei jeder Kernteilung durchschnüren. Auch zeigten sich an den Polen der intranucleären Spindel zwei dunkle Körperchen, die man wohl als Centriole ansehen dürfe. Bei *Anisomyxa Plantaginis* (NĚMEC 1913) findet sich der gleiche Kernaufbau, da sich der Nucleolus zu Beginn der Mitose hantelförmig teilt und die Tochterkerne durch Karyodesmose verbunden bleiben können. Nur sollen die an den Spindelpolen stehenden Centriole nichts mit dem Karyosom zu tun haben. Die Chromosomen differenzieren sich hier stets aus dem Außenkern.

Dagegen ist es mir aus der Beschreibung BARRETTS (1912a) nicht ganz klar geworden, ob auch *Olpidiopsis vexans* hier angereiht werden muß. Die Spindel wird hier ebenfalls rein intranucleär angelegt und ihre Pole reichen nicht ganz bis an die Kernmembran heran. Die „Chromatinmassen“ der Tochterkerne bleiben durch eine Art Karyodesmose lange fadenförmig verbunden. Es ist denkbar, daß darin echte Karyosome stecken, die von Chromosomen des Außenkerns umgeben waren und deren Differenzierung dem Autor nur nicht recht glückte.

Weiterhin mag auf das von KUSANO (1912) beschriebene *Olpidium Viciae* verwiesen sein. Der Autor selbst glaubt zwar an das Vorhandensein einer Amitose. Es erscheint mir aber nicht unmöglich, daß er nur die Teilung des Karyosoms sah und den blassen Außenkern nicht differenzierte. Mich frappiert bei dieser Erklärung nur, daß für die späteren Kernteilungen ausdrücklich das frühzeitige Verschwinden der Nucleolen betont und der Gegensatz zu *Plasmodiophora* hervorgehoben wird.

Ebenso unklar sind noch die karyologischen Verhältnisse für *Urophlyctis endobiotica* (PERCIVAL 1909, BALLY 1911). Es scheint sicher

zu sein, daß ein Amphinucleolus vorhanden ist; aber wie die „Amitosen" zu erklären sind, steht für mich noch nicht fest. MAIRE und TISON (1911 b) fanden für *Urophlyctis hemisphaerica* (und das gleiche dürfte vielleicht auch für *Physoderma Urgineae, Ph. Gehrharti* und *Cladochytrium spec.* gelten) ebenfalls allein eine Art von „Amitose". Aber O. T. WILSON (1920, S. 63) findet neuerdings für *Urophlyctis alfalfae* nur typische Mitosen mit intranucleärer Spindel und Centriolen. Auch die Chromosomen waren deutlich abgegrenzt[1]).

Ich halte somit das Studium der Kernteilungen bei den Olpidiaceen, Sorolpidiaceen, Cladochytriaceen, Oochytriaceen usw. noch für wenig abgeschlossen. Besser wissen wir jedenfalls bei den Synchytriaceen Bescheid. Da ist es von Interesse, daß anfangs gleichfalls viele Angaben über Amitose gemacht wurden. Und nicht nur die älteren Autoren wie DANGEARD (1890a) und ROSEN (1893) taten das, sondern — zum mindesten für gewisse Kerne — auch neuere Forscher. Vor allem hatte hier GRIGGS (1909a b, 1910a) die These verfochten, daß „Amitose" und „Mitose" physiologisch gleich wert seien, daß also auch letztere auf erstere folgen könnte.

GRIGGS meinte dabei nicht nur eine Einschnürung durch „Nucleargemmation" zu beobachten, die zur Zweiteilung führt, sondern selbst einen simultanen Zerfall in mehrere Kerne auf einmal („Heteroschizis"). Schließlich sollte auch eine einfache Durchschnürung im Sinne des „REMAKschen Schema" stattfinden. RYTZ (1917) hat indes wohl ziemlich sicher den Nachweis erbracht, daß es sich bei den von GRIGGS beschriebenen Bildern entweder um pathologische Fälle oder um schlecht fixiertes Material handelte. Je größer die Kerne sind, desto leichter können sie beim Fixieren platzen. Und darum waren es die großen „Initialzellen", die die meisten „Amitosen" ergaben. BALLY (1919b) will das zwar nicht gelten lassen. Aber auch er muß doch bekennen: „Ob die aus solchen amitotischen Teilungen entstandenen Kerne sich im Laufe ihrer weiteren Entwicklung noch einmal mitotisch teilen können, lasse ich dahingestellt. Entschieden kann diese Frage vorläufig nicht werden und die diesbezügliche Behauptung von GRIGGS ist unbewiesen."

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung der unzweifelhaften Mitosen von *Synchytrium*, wie sie in den späteren (Furchungs-) Teilungen ziemlich übereinstimmend von einer Reihe von Autoren beschrieben sind, so müssen wir zuerst wieder betonen, daß die Nucleolen chromatinhaltig zu sein scheinen, also amphinucleolären Charakter haben. F. L. und A. C. STEVENS (1903), KUSANO (1907a b, 1909b), GRIGGS (1908), v. GUTTENBERG (1909), BALLY (1911), RYTZ (1907, 1917) schildern es genauer. Freilich sagt BALLY (S. 105), daß Abgabe von Chromatin seitens des Nucleolus eine Abstraktion ausdrücke, die nicht direkt beobachtet sei, und RYTZ kann eigentlich nur die starke Vakuolisation des Nucleolus während der Prophasen als Indizium dafür anführen. Dieser Grund wäre allerdings kaum sehr ernsthaft zu nehmen (vgl. auch die Résumés bei PAVILLARD 1910, S. 522 und G. TOBLER-WOLFF 1913). Im übrigen sind auch die Forscher darüber einig, daß *Synchytrium* eine

[1]) Auch sei erwähnt, daß NÄGLER (1911) bei der in *Euglena* parasitierenden Chytridiacee, *Pseudophaerita Euglenae*, eine einfache Promitose mit hantelförmigen Teilungsfiguren sah. Nähere Angaben fehlen.

intranucleäre Kernspindel ohne Centriol ausbildet, die neben dem nicht aufgelösten Nucleolus liegt. Diese Persistenz des Kernkörperchens, ohne daß es direkt zur Mitose Verwendung findet, wird uns auch bei den meisten andern Pilzklassen immer wieder begegnen. Die Chromosomen werden in der Metaphase längsgespalten und rücken innerhalb der Spindel zu den Polen. Diese verlängert sich während der Anaphasen ganz außerordentlich (Fig. 164) und verändert sich schließlich in bekannter Weise zu einer Art Karyodesmose, durch die die Tochterkerne noch für längere Zeit mit einander verbunden bleiben.

Während der Rekonstruktion der Tochterkerne treten nun sonderbare Strahlungen im Cytoplasma auf (F. L. STEVENS 1907[1]), GRIGGS 1908, KUSANO 1909b, S. 133—136), die von einem centrosomartigen extranucleären Körper ausgehen. Wie weit diese „Sphären" aber wirklich für die Bildung der Kernmembran mitzuwirken haben — GRIGGS vergleicht den Fall direkt mit der Bildung der Sporenmembran bei den Ascomyceten (vgl. oben S. 207) — ist wohl noch absolut nicht geklärt. Gerade die neueren Autoren drücken sich über die Rolle der Centrosomen recht unbestimmt aus.

Fig. 164. *Synchytrium Taraxaci*. Kernteilungen im noch unzerklüfteten Sorus. a späte Prophasen mit intranucleären Spindeln, punktförmigen Chromosomen und den ausgestoßenen Nucleolen. b Anaphasen, einzelne Spindelfasern zu langer Karyodesmose verlängert. c Telophase. Die Kerne noch immer verbunden. Man beachte ihre weite gegenseitige Entfernung. (Nach BALLY.)

Auch für den in die Verwandtschaft der Chytridiaceen gestellten *Polyphagus Euglenae* sind sehr eigenartige Angaben gemacht. DANGEARD (1900e) meinte, daß die Chromosomen hier möglicherweise aus dem Nucleolus hervorgingen, diesem also Amphinucleolen-Natur zukäme und daß die intranucleäre Spindel nie Centriole besäße. WAGER (1913), der die Art von neuem studierte, will sie allein aus dem chromatinhaltigen Nucleolus entstehen lassen, die Chromosomen scheint er aus dem Chromatin des Außenkerns herzuleiten. Doch würde hier immer nur ein Teil verbraucht, ..the rest

[1]) STEVENS beschreibt hier auch zahlreiche abnorme Bilder.

forms a thick peripheral layer on the wall of the nucleus", das während der ganzen Prophase sichtbar bliebe und schließlich frei ins Cytoplasma zu liegen komme. Im Gegensatz zu DANGEARD tritt er für das Vorhandensein von Centriolen ein.

Neigt man neuerdings, wie wir sahen, dazu, die Chytridiaceen und Verwandte mit den Plasmodiophorales phylogenetisch zu verknüpfen, so dürfen wir darum doch nicht die alten Beziehungen vergessen, die diese parasitische Organismenklasse mit den freilebenden Acrasiales und Myxogasteres verbinden. Pflegt man sie doch noch allgemein (s. auch ENGLER und GILG 1919, S. 8—9) unter dem Namen der Myxomyceten zusammenzufassen. Karyologisch betrachtet sind die Differenzen also eher größer als zwischen gewissen Chytridiaceen und den Plasmodiophoraceen. Und das ist auch der Grund, weshalb wir uns jetzt erst zu den Acrasieen wenden. Über ihre Kernteilungen wissen wir noch nicht sehr viel. M. GRIMM (1895), DANGEARD (1896b), E. W. OLIVE (1902), PINOY (1907) und SKUPIEŃSKY (1918b) haben nähere Angaben gemacht. Der Binnenkörper scheint Amphinucleolennatur zu haben, die Mitose eine sehr „vereinfachte" zu sein, denn die Chromosomen erfahren zwar schon eine Längsspaltung, aber Spindel und Centriole sollen noch ganz fehlen. Wir müssen wohl weitere Forschung abwarten, ehe wir über die Details wirklich abschließendes sagen können [1]).

Weit besser wissen wir bezüglich der Mitosen der Myxogasteres Bescheid. STRASBURGER (1884c) hat sie als erster in den Plasmodien von *Trichia fallax* beschrieben. Später machten ROSEN (1893), LISTER (1893) und HARPER (1900b) Angaben, wenn auch keine sehr detaillierten. JAHN (1904) stellte jedenfalls zuerst die Existenz von Centriolen fest. Alle Autoren sind sich darüber einig, daß die Spindel intranucleär ist und die Nucleolen bei der Chromosomenbildung nicht mitwirken. Und die entgegenstehenden Angaben von v. PROWAZEK (1904) bezüglich *Physarum* müßten jedenfalls erst nachgeprüft werden, bevor sie glaubwürdig werden. Denn auch 1908 beim Studium der Mitosen von *Ceratiomyxa* bildet JAHN wieder ausdrücklich die frühzeitige Auflösung der Nucleolen ab und gibt nichts von ihrer Rolle bei etwaiger Chromosomenbildung an.

Das den Myxogasteres vielleicht nahestehende parasitische *Mycetosporidium Talpae* hat nach LÉGER und HESSE (1905) einen großen Nucleolus, der bei der Mitose, ohne sich zu teilen, sich an einen der Spindelpole stellt, „qui, de ce fait, est plus renflé que le reste". Eine eingehendere Untersuchung gibt er indes nicht.

Über die von Frl. KRÄNZLIN (1907) angegebenen „einpoligen" Spindeln und ihre sonderbaren Beziehungen zur Elaterenbildung einiger Myxogasteres sprachen wir oben (S. 152) schon kurz. Wir wollen auch jetzt nicht näher darauf eingehen, da neuere Untersuchungen sie nicht bestätigt haben.

Unter den „echten Pilzen" wären höchstens die Exoascaceen und Saccharomyceten an dieser Stelle zu besprechen. Bezüglich der ersteren Familie haben wir aber nur Angaben von IKENO (1901a, 1903c),

[1]) L. LÉGER (1906) gibt für die parasitische *Sporomyxa scauri*, die nach ihm zwischen Acrasieen und Plasmodiophoraceen steht, nur an, daß die Kernteilung durch Mitose vor sich gehe „avec belles fibres fusoriales".

aus denen hervorgehen würde, daß eine Art von Promitose vorhanden ist. Der japanische Autor glaubt, daß es sich um amphinucleäre Karyosomkerne handele. Aber der Verlauf der Kernteilung wird dann etwas seltsam geschildert, denn das Karyosom soll sich zuerst zerklüften und alle dabei entstehenden Teilstückchen bis auf eines im Cytoplasma verschwinden. Das wäre zweifellos eine Bildung von „Chromidien“ (vgl. Kap. 11), die wir erst später zu besprechen haben. Übrig soll nur ein „Chromatin-Restkörper“ bleiben, der durch Einschnürung in zwei geteilt würde. Die Teilstücke sollen sich aber sofort weiter teilen und die kleinen dabei entstehenden Nuclei zum Mittelpunkt der jungen Sporen werden. Die ganze Beschreibung mutet uns reichlich phantastisch an, und wir stehen ihr ebenso, wie das GUILLIERMOND (1913, S. 411) tat, völlig skeptisch gegenüber, solange nicht noch von anderer Seite eine Bestätigung gebracht ist. Und JUEL (1921, S. 18ff.) hat umgekehrt in seiner letzten Arbeit gezeigt, daß nichts für die Richtigkeit von IKENOS Daten spricht.

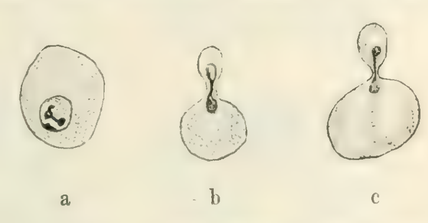


Fig. 165. *Saccharomyces Cerevisiae.* a Ruhekern. b—c Kern in Teilung (während der Sprossung). Vergr. 1125. (Nach GUILLIERMOND.)

Bezüglich der Saccharomyceten liegt eine außerordentlich große Literatur mit widersprechenden Angaben vor. Schon oben (S. 3) hörten wir, daß noch bis in die 90er Jahre sich von Zeit zu Zeit Forscher fanden, welche überhaupt die Existenz eines Kerns leugnen wollten. Und als dieser dann definitiv gesichert war, begannen die Differenzen in der Auffassung der Kernteilung. Die große Mehrzahl der Autoren war sich aber darin einig, daß wir es bei dieser reduzierten Pilzgruppe auch mit einer sehr reinen, echten Amitose zu tun haben. Darum braucht es doch, phylogenetisch betrachtet, kein „primitiver Modus“ zu sein. Das, was die Kernteilung mit den echten Promitosen verbindet, ist die Durchschnürung eines karyosomähnlichen Binnenkörpers. Von älteren Autoren, die über die Teilung des Hefekerns berichten, nenne ich MÖLLER (1893), DANGEARD (1893), BUSCALIONI (1896), BUSCALIONI und CASAGRANDI (1898), M. BOUIN (1897), WAGER (1898), JANSSENS und LEBLANC (1898)[1]), HOFFMEISTER (1900), JANSSENS (1903), BARKER (1902). Alle glauben an die Existenz einer Art von Amitose resp. an ein „Zwischenstadium“ zu gewöhnlicher Mitose. Sie beschreiben eine Längsstreckung des Nucleus ohne klare Chromosomendifferenzierung und Einschnürung in der Mitte. Die Einzelheiten interessieren uns nicht, nur sei noch auf die oft beobachteten „karyodesmotischen“ Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen hingewiesen. Erst GUILLIERMOND (1902, 1903b, 1904a, 1905c, 1908d, 1913, 1917) schenkt uns eine sorgfältige, modernen Ansprüchen genügende Schilderung der Kernteilungsphänomene. Er sagt resumierend (1913, S. 411), daß die Kerne öfters nur das Karyosom erkennen ließen, bald aber außerdem noch ein chromatisches

[1]) JANSSENS und LEBLANC glaubten für *Saccharomyces Ludwigii* und *Schizosacharomyces octosporus* an eine „division indirecte très réduite“, aber mit Spindel und Äquatorialplatte, dagegen soll sich der Kern von *Sacch. cerevisiae* und einigen anderen Hefen durch einfache Amitose teilen.

Netz im sonst ungefärbt bleibenden Außenkern, welches, „quand il est visible, apparait réparti également dans toute la figure nucléaire, sans orientation" (Fig. 165). Vor allem geht die Differenzierung nach einer Mitose hin bei den Teilungen vor einer Sporulation (Fig. 166—167). Hier erinnern manche Stadien direkt an gewisse Phasen einer echten Karyokinese. Bei *Willia Saturnus* (1905c, S. 26) ist die Ausbildung von Körperchen, die an Chromosomen erinnern, besonders weitgegangen[1]. Und ganz ähnlich wie die echten Saccharomyceten verhalten sich auch die nahverwandten Endomyceten (GUILLIERMOND 1908d, 1909b, JUEL 1921). Speziell der letztgenannte Autor sagt ausdrücklich (S. 5), er hätte „den bestimmten Eindruck, daß hier keine einfache Durchschnürungen, sondern wirkliche Mitosen vorliegen".

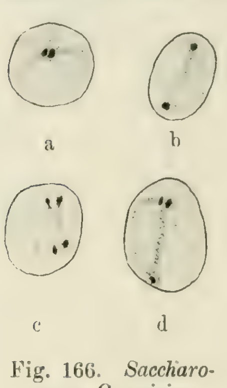


Fig. 166. *Saccharomyces Cerevisiae.* Teilung des Kerns während der Sporulation. Vergr. 1125. (Nach GUILLIERMOND.)

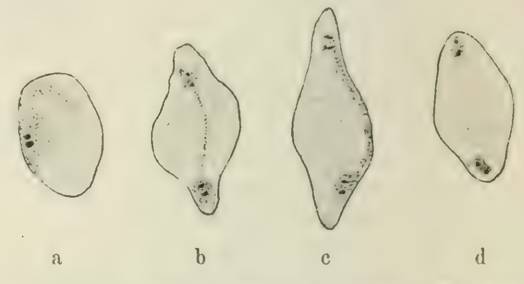


Fig. 167. *Sacharomycodes Ludwigii.* Teilung des Kerns während der Sporulation; die Stadien b—c gleichen fast Mitosen. (Nach GUILLIERMOND.)

Wenn demgegenüber einzelne Autoren wie JANSSENS und LEBLANC (1898), sowie JANSSENS (1903) für gewisse Spezies (vgl. Anm. 1 auf S. 273), MARPMANN (1902), SWELLENGREBEL (1905) und FUHRMANN (1906a b) an eine fast normale Mitose glauben, ungeachtet sie gewisse Vereinfachungen zugeben, so haben sie wohl die Verhältnisse zu optimistisch angeschaut. Auch KOHL (1907, 1908) und HENNEBERG (1915) bestätigen bei ihren Zusammenfassungen die Richtigkeit der Darstellung von GUILLIERMOND.

Auf so offenbar unsinnige Schilderungen wie die von HIRSCHBRUCH (1902a b) gehen wir am besten überhaupt nicht ein.

Die „Hefesprossung" bei den Mucoraceen scheint nach W. WINKLER[2] (1902), die bei den Ustilagineen nach MAIRE (1898) ähnlich wie bei den Saccharomyceten zu verlaufen. Doch sind die Kernteilungsbilder noch nicht genau genug untersucht.

Damit wären auch die Angaben über alle auffallenden Kernteilungstypen erschöpft. Nur die der Peridineen und Diatomeen werden uns noch in einem Sonderkapitel (Kap. 4d) beschäftigen, und die Verhältnisse von *Porphyridium* sollen uns im Anschluß an die der Florideen,

[1]) Freilich sagt GUILLIERMOND (1917) selbst, daß seine diesbezüglichen Bilder „n'étaient pas absolument démonstratives".

[2]) Vielleicht ist der Verf. aber auch durch die offenbar stark ausgeprägte Polymorphie des Kerns getäuscht worden, die wie bei *Saccharomyces* zu denken ist (S. 125).

die der Entomophthoreen im Anschluß an die Phycomyceten (in Kap. 4c), vor Augen geführt werden. Unsere Klassifizierung ist, wie wir zugeben müssen, etwas willkürlich. Wir hielten es aber für richtig, die von den Systematikern erkannten größeren Zusammenhänge nicht zu sehr zu zerreißen.

Kommt nun eine „Promitose", d. h. eine Mitose mit Erhaltenbleiben und Durchschnürung der Nucleolen, auch bei den höheren Pflanzen vor? Nach manchen Bildern zu urteilen, könnte es fast so scheinen. NĚMEC (1900) beschreibt solches z. B. für die Wurzelspitzen von *Alnus glutinosa*. Trotz der prophasischen Teilung nach Promitosenart lösen sich aber die Nucleolen hier in den Anaphasen völlig auf und werden in den Telophasen aus gelöster Substanz neu aufgebaut. Etwas Ähnliches kommt gelegentlich auch nach MARTINS MANO (1904) bei *Solanum*, nach LUNDEGÅRDH (1912a) bei *Cucurbita*, nach TAHARA (1915b) bei *Helianthus* vor (Fig. 168). Leider macht es mir bei letztgenanntem Autor der japanische Text seiner Arbeit unmöglich, festzustellen, wie sich die Tochternucleolen in den Anaphasen verhalten.



Fig. 168. *Helianthus annuus.* Kernteilung in der Wurzelspitze nach Art einer „Pseudopromitose". In A der Nucleolus hantelförmig, bei B in der Mitte durchschnürt. Vergr. 3200. (Nach TAHARA.)

Ich meine aber, es wird sich auch hier um eine ganz bedeutungslose Zufälligkeit handeln, die überall sich da einfinden wird, wo die Nucleolen ungewöhnlich substanzreich sind und sich entsprechend langsam in den Prophasen auflösen.

c) Die Mitosen bei den phylogenetisch höherstehenden Algen und Pilzen

Inhalt: Die Kernteilung bei Gegenwart von Amphinucleolen: „*Spirogyra*-Typus". Die Mitosen bei den sonstigen Konjugaten; desgl. bei den noch nicht behandelten Familien der Chlorophyceen. Die Mitosen der Phaeophyceen und Rhodophyceen. Die Mitosen der Phycomyceten. Die Mitosen der Ascomyceten. Die Mitosen der Ustilagineen, Uredineen und der nicht parasitischen Basidiomyceten. Die Teilungen der „konjugierten Kerne".

Schon im vorigen Abschnitt haben wir eine größere Zahl von Algenfamilien in Hinsicht auf ihre Kernteilung besprochen. Es bleiben uns von Grünalgen aber noch die Konjugaten und einzelne Chlorophyceen-Gruppen übrig, zu denen wir uns jetzt zunächst wenden wollen.

Amphinucleolen besitzen nach dem, was wir oben (S. 54) gehört haben, hier nur noch die Angehörigen der Gattung *Spirogyra*. Es existieren außerordentlich viele Veröffentlichungen über ihre Mitose, und trotzdem ist absolute Einigkeit noch nicht erreicht. V. NEUENSTEIN (1914, S. 13) hat in seiner schönen Zusammenfassung eine Nennung aller Autoren und ihrer hauptsächlichsten Funde in tabellarischer Form gebracht, wobei ich nur bemerken will, daß er das Wort „Karyosom" für

unser Wort „Amphinucleolus“ gebraucht. Es ist unerfreulich und wohl auch überflüssig, die Auffassungen aller Forscher hier wiederzugeben. Am besten fundiert erscheinen mir die Daten, welche BERGHS (1906) bringt, und wir wollen sie daher auch in den Mittelpunkt unserer Schilderung stellen, die der anderen Forscher nur mit ihnen vergleichen (s. Fig. 169). Der Beginn einer Teilung kündigt sich durch Verringerung der Färbbarkeit des perinucleolären „Netzwerks“ an, gleichzeitig werden die Grenzen des Binnenkörpers unregelmäßig. Innerhalb dieses markieren sich immer mehr und mehr die einzelnen Granula, die sich zu Fäden in konstanter Zahl zusammensetzen und damit den Chromosomen ihren Ursprung geben. Der Rest des Nucleolus, der damit seiner eigentlichen chromatischen Bestandteile beraubt ist, kann noch für kürzere Zeit als unregelmäßige blasse Scheibe vorhanden sein, löst sich dann jedoch schließlich völlig auf. Die perinucleolären Partien nehmen anscheinend an der Chromosomenbildung gar keinen Anteil. Die Kernspindel beginnt bereits in den Prophasen im Cytoplasma sich anzulegen. Wir haben bisher einen extranucleären Ursprung noch nirgendwo kennen gelernt. BERGHS glaubt, daß die Spindelsubstanz dann durch die noch vorhandene, höchstens „durchlässiger“ gewordene Kernmembran in den Nucleus eintrete. Der Kern verlängert sich darauf in Richtung der Spindel, und nun verschwindet auch allmählich der spumoide Bau des Außenkerns. Die Zahl der Spindelpole ist anfangs vier, doch wird Bipolarität angestrebt und bald annähernd erreicht, wenn auch die Spindel dauernd an ihren Enden stumpf bleibt. Während dieser Vorgänge haben sich die Chromosomen in ihrer Form verändert und scheinen merkwürdigerweise sich zu zwei zu nähern (man denke an *Euglena*, s. oben S. 260, *Volvox*, *Polytoma* und *Polytomella*, S. 264). Ihr weiteres Verhalten, vor allem der genaue Zeitpunkt ihrer Längsspaltung konnte von BERGHS nicht aufgeklärt werden. Sind sie nach den Polen abgewandert, so setzt nun dort eine deutliche Vakuolisierung ein, wobei sich ihre gegenseitigen Grenzen immer mehr verwischen. Bald wird ein neuer Nucleolus ausgeschieden, also nicht aus den Resten des alten regeneriert, und in ihn wandern darauf die Chromosomen wieder hinein. Damit wäre das Stadium des Ruhekerns erreicht, von dem wir ausgingen.

Das wesentliche bei der Mitose von *Spirogyra*, die ausschließliche Beteiligung des Amphinucleolus an der Bildung der Chromosomen, wurde schon von STRASBURGER (1880a, S. 324, 1882b, 1884b) erkannt (s. auch MACFARLANE 1881, TANGL 1881, CARNOY 1884, MEUNIER 1887), und er gab diese Ansicht nur vorübergehend unter dem Einfluß von ZACHARIAS (1885 usw.) auf, welcher einen chromatinfreien Nucleolus annahm (STRASBURGER 1888). Ebenso beschrieb STRASBURGER bereits den cytoplasmatischen Ursprung der Kernspindel gegenüber FLEMMING (1882), ZACHARIAS (1885, 1888b, 1909), MEUNIER (1887), DEGAGNY (1893a—c), die für einen nucleären eintraten (s. STRASBURGER 1880a, 1882b, 1884, 1888, vgl. auch TANGL 1881, MITZKEWITSCH 1898, VAN WISSELINGH 1898, 1902 usw.). Ferner verfolgte STRASBURGER bei *Sp. maiuscula* die Teilung schon im Leben (1880a) und sah, daß sie in ca. vier Stunden beendigt wird[1]).

[1]) Die Zeitmaße sind natürlich ganz relativ (vgl. die Beobachtungen DE WILDEMANS über den Temperatureinfluß, s. oben S. 255).

Bei STRASBURGER-KÖRNICKE (1913, S. 676) (s. a. STRASBURGER 1913, S. 75) lesen wir weiterhin, daß die Spindel etwa in 45 Minuten ausgebildet wurde[1]) und daß 15 Minuten verstrichen, bevor sich die

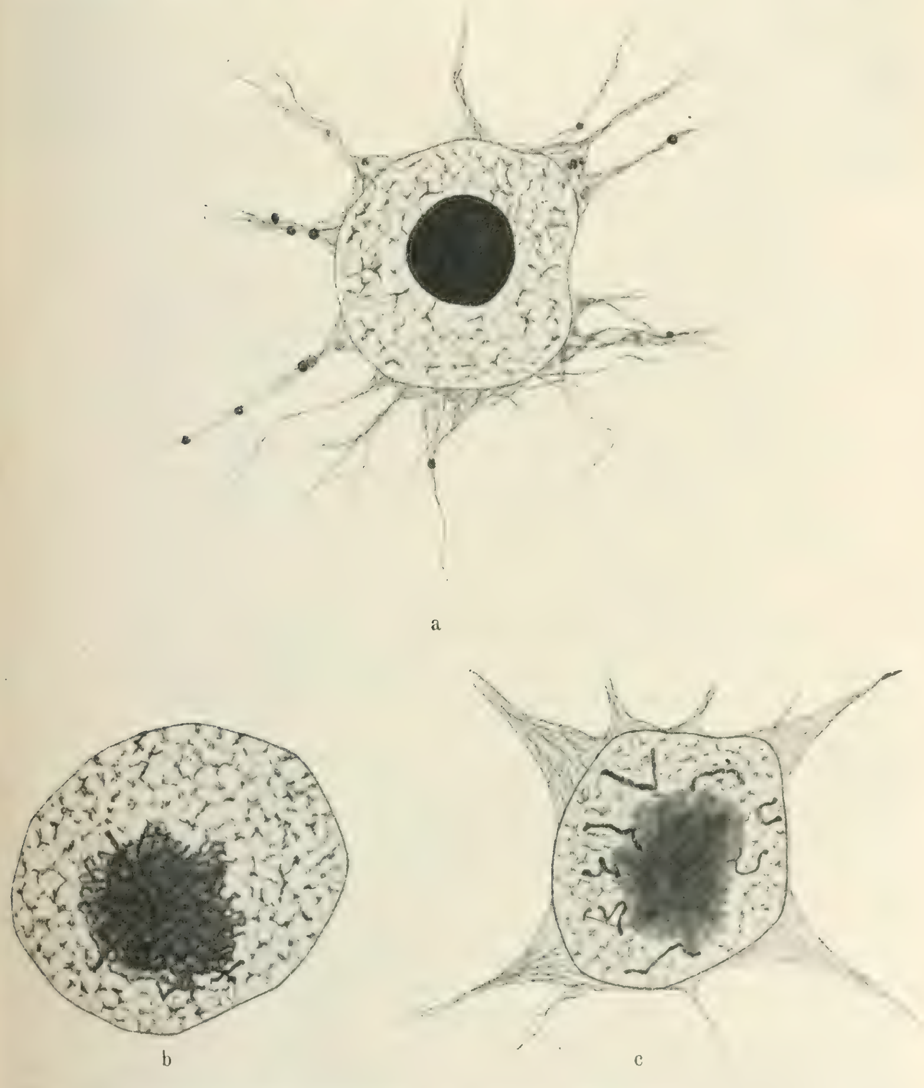


Fig. 169. *Spirogyra spec.* (nahestehend *Sp. nitida*). a Ruhekern mit Amphinucleolus. b die Chromosomen bilden sich aus dem Nucleolus heraus. c die Chromosomen haben sich aus der jetzt unscharf abgegrenzten Nucleolarsubstanz entfernt. Vergr. ca. 2000. (Nach BERGHS.)

„Kernplatte“ nach der Ausbildung zu spalten begann. Das Auseinanderweichen ging dann „so rasch vor sich, daß die Bewegung unmittelbar zu verfolgen“ war. Nun schienen auch im Leben streifenförmige Fäden

---

[1]) Lebende „Fasern“ waren aber nie zu sehen (s. a. BEHRENS 1890b. Sp. 82).

sichtbar zu werden und der Raum zwischen den beiden auseinanderweichenden Kernplattenhälften war „von zarten Fäden durchsetzt". „Zwischen den Rändern der beiden scheibenförmigen Tochterkernanlagen ist eine zusammenhängende Cytoplasmaschicht als Verbindungsschlauch ausgespannt, wodurch die ganze Figur eine tonnenförmige Gestalt erhält. . . Die Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernanlagen verschmelzen alsbald zu wenigen dicken Fäden, die sich bogenförmig nach außen krümmen. Dieses Stadium kann schon 5—10 Minuten nach Beginn des Auseinanderweichens der beiden Kernplattenhälften erreicht sein." Schließlich finden sich in den Tochterkernen wieder die Amphinucleolen ein.

Macfarlane (1881) und Meunier (1887) glauben an einen Abschluß dieser Nucleolen durch eine besondere „Membran" und sehen, auch wegen des Chromatingehalts, in ihm einen „noyau en miniature". Der Außenkern soll Substanz enthalten, die mit der des Cytoplasmas völlig identisch ist. Die Autoren unterlassen es aber, dann zu erklären, warum unter diesen Umständen sich eine besondere Kernmembran hat herausbilden können (vgl. Kap. 3d). Wenn auch das letztere Postulat von den neueren Forschern nicht aufrecht erhalten wird, die Sondermembran um den Amphinucleolus nehmen auch Mitzkewitsch (1898), van Wisselingh (1898, 1900) und v. Neuenstein (1914) an. Des letzteren Präparate kenne ich aus eigener Anschauung, und ich kann mir das Auftreten dieses „Sonderhäutchens" nur so erklären, daß in der Tat innerhalb des Nucleolus vom „Chromatin" etwas Karyolymphe abgesondert wird, die mit der des chromatinfreien (?) Außenkerns nicht ganz identisch ist. So könnten die Bedingungen für eine Niederschlagsmembran gegeben sein.

Daß auch außerhalb der Chromosomenbildung starke Stoffwechselvorgänge zwischen Nucleolus und Außenkern resp. Cytoplasma stattfinden, mag daraus geschlossen werden, daß Degagny (1893a—c), allerdings in etwas abstruser Beschreibung, van Wisselingh (1900a), Karsten (1908) und Mac Allister (1912) beobachteten, wie ein Teil der Nucleolarsubstanz in Form von „blassen Kügelchen" auswandert und schließlich im Cytoplasma gelöst zu werden scheint.

Moll (1893) wollte, und natürlich ebenso alle die Forscher, die an den Chromatingehalt des Nucleolus nicht glauben (vgl. oben S. 54), die Chromosomen ganz aus dem Außenkern entstehen lassen. Und van Wisselingh (1898, 1899, 1900a, 1902, 1903) suchte die von vornherein schon sehr unwahrscheinliche Ansicht zu verfechten, daß ein Teil der Chromosomen aus dem Kerngerüst, ein Teil aus dem Nucleolus herkomme. An den rein cytoplasmatischen Ursprung der Kernspindel glaubt er wie Strasburger und Berghs. Während aber letzterer ein Durchdringen der „intakten" Kernwand zu sehen meinte, opponiert van Wisselingh und mit ihm auch Strasburger, Mitzkewitsch usw. Und dieser Widerspruch erscheint mir nach unseren sonstigen Erfahrungen auch voll berechtigt. Mir ist es gleichfalls wahrscheinlicher, daß die „Fasern" erst in den Kern eintreten können, nachdem die Membran an den Kernpolen völlig gelöst wurde.

In neuester Zeit hat sich noch Miss Merriman (1913, 1916) eingehender mit der Mitose von *Spirogyra* beschäftigt. Ganz abgesehen von ihrer Annahme der „Chromidienabgabe" ans Plasma, die mit den eben erwähnten Beobachtungen anderer Autoren wenigstens verträglich

erscheint, die wir aber doch lieber nicht als unmittelbare Chromatinemission deuten möchten, hat sie höchst sonderbare Dinge beschrieben, die sich wohl kaum halten lassen werden. Es soll nämlich in den Prophasen aus dem Karyoplasma und dem Nucleolus eine Art „Discus“ gebildet werden, in dem bald dichtere Ansammlungen chromatischer Substanz zu erkennen wären, die aber noch nicht die Chromosomen darstellten. Aus dem Discus sollen sich dann eine zylinderförmige Figur formen und jetzt erst sich die definitiven Chromosomen herausbilden, die sich in der Äquatorialebene ringförmig lagern. Andere Chromatinmassen „project as loops or pyramidal masses from its edge“. Darauf sah sie eine „Verdünnung“ in der Mitte der Figur, und es zeigten sich

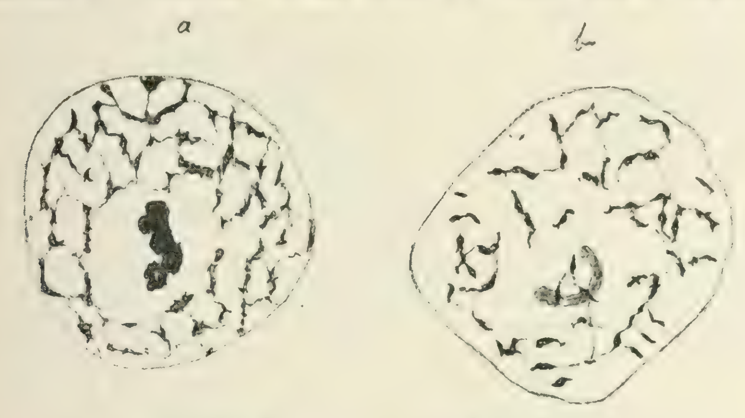


Fig. 170. *Zygnema spec.* a Die Chromosomen bilden sich durch Entmischung aus dem Ruhekern. b die Chromosomen fast fertig gebildet. Der Nucleolus ist in a noch stark tingierbar, in b sehr blaß und substanzarm. Vergr. 2250. (Nach ESCOYEZ.)

einzelne Stränge, die sie wieder mit den Chromosomen identifizieren möchte. An den Polen sollen sich endlich nach Durchschnürung der ganzen „Kernspindel“ neue „Disken“ durch Vermengung mit dem umgebenden Plasma des Außenkerns formen. Klar also liegen die Verhältnisse bei *Spirogyra* noch absolut nicht. Das ist auch das Urteil v. NEUENSTEINS (1914, S. 4ff.).

Sehr merkwürdig ist es nun, daß sich die nächsten Verwandten von *Spirogyra* jedenfalls völlig anders zu verhalten scheinen. Das gilt gleich für die Gattung *Zygnema*. Zwar wollte auch hier wieder Miss MERRIMAN (1906) etwas ganz Besonderes sehen, nämlich aus dem Nucleolus 20—30 „Körner“ entstehen lassen, die sich darauf zu den 15—20 „Chromosomen der Prophase“ umformen und weiterhin zu den 6—8 „Vierergruppen“, den „Chromosomen der Metaphase“ zusammenlegen, aber alle anderen Untersucher von *Zygnema*: ESCOYEZ (1907b), DANGEARD (1909b), KURSSANOW (1911a) und VAN WISSELINGH (1913b) wiesen diese Phantasmen völlig zurück. Die Chromosomen bilden sich hier völlig „normal“ aus dem Außenkern ohne jede Beteiligung des Kernkörperchens (Fig. 170).

Ebenso verhalten sich die Desmidiaceen. LAUTERBORN (1896) glaubte zwar hier auch das Chromatin im Nucleolus kondensiert, aber VAN WISSELINGH (1910, 1912a), LUTMAN (1911a), KAUFFMANN (1914),

Miss ACTON (1916) und KARSTEN (1918) bewiesen das Gegenteil. Und ebenso fehlt der von KAUFFMANN (1914) studierten Mesotaeniacee *Cylindrocystis* ein Amphinucleolus. Die Zahl der Nucleolen kann variieren, bei einigen Desmidiaceen (*Closterium* VAN WISSELINGH) sogar ungewöhnlich groß sein. Doch handelt es sich da um eine reine Zufallserscheinung. Die Spindelbildung nimmt wie bei *Spirogyra* ihren Ursprung stets aus dem Cytoplasma.

Gleiches wird auch für die noch restierenden Gruppen von Chlorophyceen angegeben [1]). Hier ist in erster Linie die Gattung *Oedogonium* näher untersucht. Ihre Mitosen kennen wir durch STRASBURGER (1880a, S. 190ff.), KLEBAHN (1892), MITZKEWITSCH (1899), VAN WISSELINGH (1907), TUTTLE (1909) und V. NEUENSTEIN (1914). Wir haben hier schon ganz das Schema, das wir bei den höheren Pflanzen vorfinden werden. Die Chromosomen ordnen sich, aus dem Material des Außenkerns stammend, in eine Kernplatte an, erfahren eine Längsspaltung und wandern innerhalb der feinen Spindel darnach zu den Polen. Centriole oder überhaupt Centrosomen irgendwelcher Art fehlen völlig. Beziehungen der Chromosomen zum Nucleolus sind nicht nachzuweisen. Er pflegt sich ebenso wie die Kernmembran frühzeitig völlig aufzulösen [2]).

Bei der von V. NEUENSTEIN (1914) untersuchten *Microspora* findet sich aber eine Besonderheit, die darauf hinzudeuten scheint, daß die Substanz aus dem Nucleolus noch „unmittelbar" den Chromosomen zugute kommt. Wenigstens sah der Autor, daß ein Chromosom nach dem andern „vermutlich in den Nucleolus eindringt, so daß nach diesem Prozeß der Nucleolus intensiv gefärbt ist, und das Netzwerk des Kerns nur noch wie ein heller Hof um den Nucleolus erscheint. Nach Analogie mit anderen Objekten muß ich annehmen, daß die Chromosomen den Nucleolus wieder verlassen, nachdem sie Substanzen, vermutlich Chromatin, aus ihm aufgenommen haben". Ähnliche räumliche Beziehungen hat übrigens auch KAUFFMANN (1914) für *Cylindrocystis* festgestellt.

Weitere Schilderungen von Chlorophyceen-Mitosen — man vergleiche auch die in Kap. 5b behandelten — kenne ich nicht. Es ist ersichtlich, daß hier noch eine große Arbeit zu tun bleibt. Ein einigermaßen systematisches Wissen haben wir hier vorläufig keinesfalls. Zu hüten hat man sich wohl vor zu früher Generalisierung.

Die Phaeophyceen sind im Gegensatz zu den meisten Chlorophyceen dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen durchweg während der Kernteilungen typische „Centrosomen" auftreten und zwar in der Form, wie sie so oft von der tierischen Zelle beschrieben sind (s. auch oben Fig. 72). Man beobachtet also eine „Astrosphäre", die von einer Strahlung bis weit ins Cytoplasma hinein umgeben sein kann, und als Mittelpunkt ein Centriol. Dieses teilt sich wie in den im vorigen Kapitel behandelten Fällen während der Mitose in zwei, und beide bilden die Pole der Kernspindel. V. NEUENSTEIN (1914, S. 64) bringt wieder eine ausführliche Zusammenstellung. Wir können ihr entnehmen, daß STRAS-

[1]) Nur MITZKEWITSCH (1899), (s. a. V. NEUENSTEIN 1914, S. 47) und TUTTLE (1909) möchten für *Oedogonium* einen intranucleären Ursprung annehmen.

[2]) Die sonderbaren Bewegungen, die die neugebildeten Tochterkerne gegen die junge zwischen ihnen sich ausspannende Zellwand ausführen, erwähnten wir an anderer Stelle (s. oben S. 162).

BURGER (1897 a) das Centrosom zuerst für *Stypocaulon* nachwies und daß es SWINGLE (1897) dann auch als Bestandteil der ruhenden Zelle aufdeckte. Wenn ESCOYEZ (1909) später die Centriolnatur der sonderbaren „Stäbchen" leugnet, da sie auch ganz fehlen können oder in variabler Zahl auftreten, so möchten wir das ebenso wie V. NEUENSTEIN abweisen. Denn wir kennen genug Angaben auch für andere Gattungen, so für *Fucus* (STRASBURGER 1897 a, FARMER und WILLIAMS 1898, YAMANOUCHI 1909 a), *Dictyota* (MOTTIER 1900), *Cystosira* (NIENBURG 1910), *Cutleria* (YAMANOUCHI 1909 b, 1912), *Zanardinia* (YAMANOUCHI

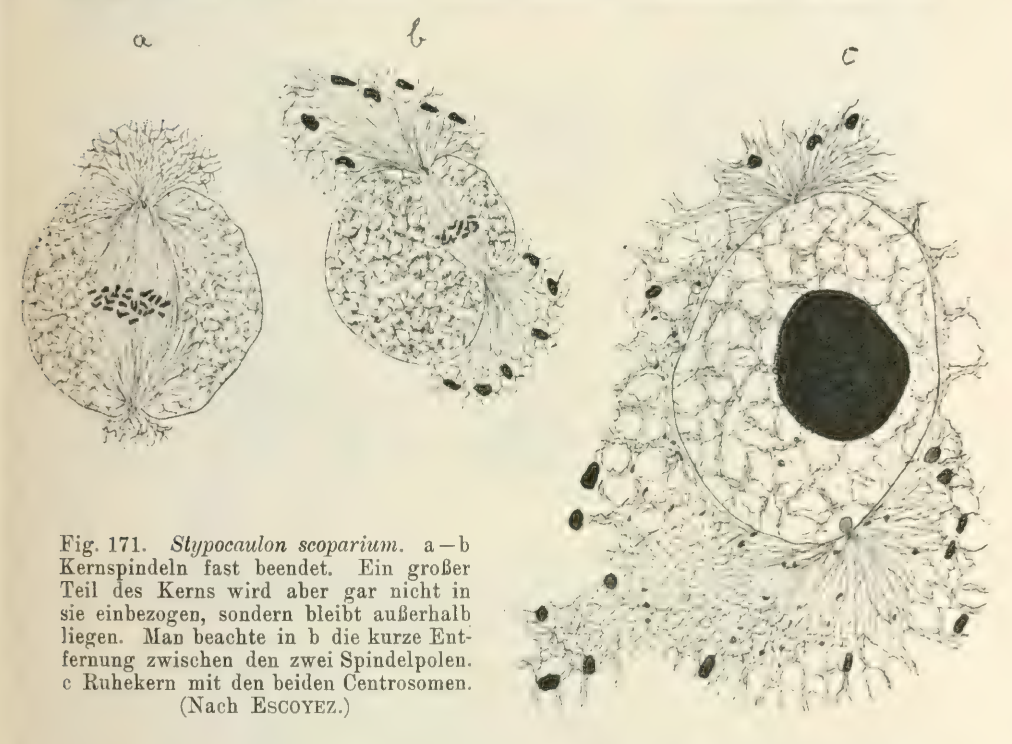


Fig. 171. *Stypocaulon scoparium.* a—b Kernspindeln fast beendet. Ein großer Teil des Kerns wird aber gar nicht in sie einbezogen, sondern bleibt außerhalb liegen. Man beachte in b die kurze Entfernung zwischen den zwei Spindelpolen. c Ruhekern mit den beiden Centrosomen. (Nach ESCOYEZ.)

1913 b) und *Padina* (GEORGEVITSCH 1918), aus denen hervorgeht, daß zum mindesten während der Kernteilungen Centriole an den Spindelpolen vorhanden sind. Und darin also unterscheiden sich die Mitosen scharf von denen der höheren Pflanzen. Denn die weitere Differenz, die gelegentlich angegeben wird (so von MOTTIER 1900 und WILLIAMS 1904 für *Dictyota*, von ESCOYEZ 1909 für *Stypocaulon*, von GEORGEVITSCH 1918 für *Padina*), daß die Nucleolen chromatinhaltig wären, ist wohl nicht vorhanden, oder höchstens in dem Sinne, wie V. NEUENSTEIN bei *Microspora* eine „Ernährung" der Chromosomen durch Nucleolarsubstanz wahrscheinlich zu machen suchte.

Sehr umstritten ist bei den Phaeophyceen die Entstehung der Kernspindel. Die Kernmembran bleibt hier sehr lange erhalten. Und FARMER und WILLIAMS (1896) für *Fucus*, WILLIAMS (1904) für *Dictyota*, YAMANOUCHI (1909 b, 1912) für *Cutleria* und (1913) für *Zanardinia*, NIENBURG (1910) für *Cystosira*, KYLIN (1918) für *Chorda* geben denn

auch einen rein intranucleären Ursprung an. Aber FARMER und WILLIAMS (1898) mußten doch selbst schon die Einschränkung machen, daß ein kleinerer Teil der Spindel cytoplasmatischen Ursprungs sein könne. Es ist denkbar, daß Verschiedenheiten bei den einzelnen Gattungen sind. Und vielleicht wäre zu prüfen, ob Persistenz der Centrosomen außerhalb des Kerns mit einem plasmatischen, Verschwinden während der Kernruhe mit einem nucleären Ursprung zusammenhängen könne. Wie dem auch sei, gerade bei den höheren Pflanzen werden wir das prinzipiell Bedeutungslose des Spindelursprungs noch deutlich zu sehen bekommen. Und so wird die Konstatierung von STRASBURGER

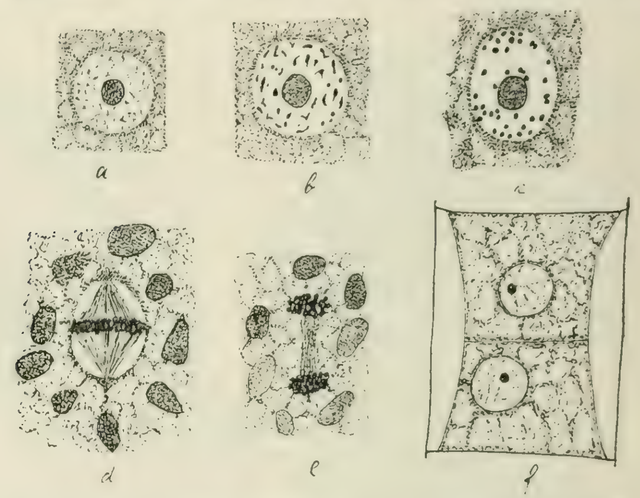


Fig. 172. *Chorda filum.* Kernteilung. a Ruhekern. b—c Differenzierung der Chromosomen. d intranucleäre Spindel in Metaphase. e Telophasen. f Ende der Kern- und Zellteilung. Vergr. 2250. (Nach KYLIN.)

(1897 a) und YAMANOUCHI (1909 a) für *Fucus*, von SWINGLE (1897) und ESCOYEZ (1909) für *Stypocaulon*, von MOTTIER (1900) für *Dictyota*, daß die Spindelanlage immer außerhalb des Kerns zu suchen sei, nur sehr relativen Wert haben. Von größerem Interesse ist es aber gleich wieder, daß die gesamte mitotische Figur nur einen recht kleinen Teil des Nucleus zu erfassen braucht (siehe Fig. 171) und der Rest gar keinen Anteil daran nimmt.

Die definitive Ausbildung der Chromosomen scheint typisch während der Prophase zu verlaufen. Häufig fällt von vornherein ihre Kleinheit auf (Fig. 172 b c). Die Einordnung in eine Äquatorialplatte (d), die Längsspaltung, die jedenfalls bis zur Metaphase beendet ist, sowie die Wanderung der Tochterchromosomen nach den Spindelpolen (e) bieten kaum besonders Interessantes.

Die Kerne der Rhodophyceen oder Florideen haben mit denen der Braunalgen gemeinsam, daß auch bei ihnen während der Mitosen Centrosomen auftreten, aber diese scheinen im allgemeinen nicht so große und persistente Gebilde zu sein, als das häufig dort der Fall war (vgl. v. NEUENSTEIN 1914, S. 73). Nachgewiesen sind sie noch nicht

für alle untersuchten Spezies. Und das braucht nicht nur an unvollkommener Technik der älteren Autoren zu liegen, denn auch neuere und recht exakt arbeitende Forscher wie SVEDELIUS (1911) für *Delesseria* sahen wenigstens keine während der somatischen Teilungen. Andere haben die anfänglich angegebene Größe wieder stark eingeschränkt. WOLFE (1904, S. 620) fand z. B. die Centrosomen bei *Nemalion* „of relatively large size and always surrounded by a delicately outlined hyaline area". KYLIN (1916c) sagt für die gleiche Spezies nur, daß hier während der Metaphasen an den Spindelpolen kleine starkgefärbte Plasmaanhäufungen zu sehen wären, die wahrscheinlich Centrosomen darstellten (vgl. auch CLELAND 1919). Von einer Persistenz während der Kernruhe ist kaum irgendwo ernstlich die Rede. Darauf wies schon derjenige Autor hin, der zuerst eine Florideenmitose exakt untersuchte, nämlich DAVIS (1898) für *Corallina*. Hier soll die Kernspindel deutlich extranucleären Ursprungs sein, bei *Nemalion* nach WOLFE (1904) und CLELAND (1919) dagegen intranucleären. Ebenso treten YAMANOUCHI (1906) bei *Polysiphonia* und J. F. LEWIS (1909) bei *Griffithsia* für ihren intranucleären Ursprung ein. KYLIN (1916a) leugnet das jedoch wieder für letztere Gattung wie für die anderen von ihm untersuchten Florideen. So sind die Angaben widerspruchsvoll und verdienten einheitliche Nachprüfung. Sehr auffallend ist, daß häufig die Spindelsubstanz fast homogen ist und auch an fixierten Präparaten sich ebenso wie im Leben keine distinkten Fasern unterscheiden lassen (Fig. 173, 174).



Fig. 173. *Rhodomela virgata*. Kernteilung. Metaphase. Vergr. 3500. (Nach KYLIN.

Die Chromosomen entwickeln sich jedenfalls nur aus dem Außenkern. Es ist zuzugeben, daß dieser zu Beginn der Prophasen noch ungewöhnlich chromatinarm sein kann. Darum glaubten manche Autoren auch an eine Beteiligung des Nucleolus an der Chromosomenbildung (s. oben S. 53). Doch sind diese Angaben nicht kritisch bestätigt, und derjenige Forscher, der von den neuesten in der Florideen-Karyologie mit am meisten bewandert ist, KYLIN, hat für einen dieser Fälle, nämlich für *Griffithsia*, schon das Unrichtige hiervon nachgewiesen.

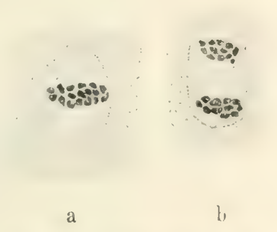


Fig. 174. *Griffithsia corallina*. Kernteilung. a Meta-, b Anaphase. Vergr. 3000. (Nach KYLIN.)

Es könnte also höchstens eine Beteiligung der Nucleolen wie bei *Microspora* zugelassen werden, wonach die Chromosomen auf Kosten der Nucleolarsubstanz, wenn auch chemisch veränderter, wachsen (siehe auch SVEDELIUS 1911). Die relativ geringe Chromatinmenge bringt es mit sich, daß die Chromosomen in den Prophasen niemals so groß werden, daß sie sich gegenseitig berühren und damit niemals einen zusammenhängenden Faden vortäuschen (vgl. auch die Schilderung der Phaeophycee *Chorda* in Fig. 172). Das wird von fast allen neueren Florideenforschern immer wieder hervorgehoben (SVEDELIUS 1911, 1912, 1914b, 1915, KYLIN 1914, 1916a c d). Am meisten „kontinuierlich erscheinende" Bildungen finden sich noch bei *Polysiphonia* (YAMANOUCHI 1906) ein, aber

selbst hier scheinen sie nicht regelmäßig vorzukommen. Die Einordnung der Chromosomen in die Metaphase, die Längsspaltung und die Beförderung der Tochterchromosomen zu den Polen bieten keinerlei Besonderheiten. Die Kernmembran kann unter Umständen ziemlich lange erhalten bleiben.

Anhangsweise soll hier noch das zu den Bangiales gerechnete *Porphyridium cruentum* besprochen werden, dessen Cytologie neuerdings J. F. LEWIS u. ZIRKLE (1920) untersuchten. In den Prophasen haben wir zahlreiche Chromatinsegmente, die durch Fragmentation eines „Nucleolus" entstehen sollen. Darauf fusionieren sie „end to end", so daß

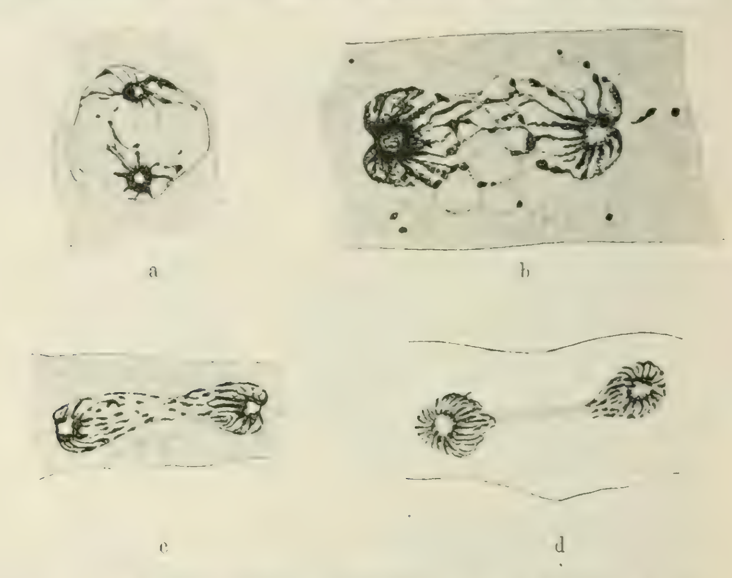


Fig. 175. *Empusa sciarae.* Kernteilung. a „Anaphase". b und c etwas jüngere Stadien, in denen die Kernmembran an den Polen, wo die Centrosomen sind, leicht eingebuchtet ist. d „Telophase". Vergr. a, c, d = 1500, b = 2250. (Nach E. W. OLIVE.)

„a well tangled spirem results". Darauf dürfte dessen Spaltung erfolgen, aber die beiden Hälften sollen nicht notwendigerweise zu entgegengesetzten Polen gehen (?). „More often, however, the chromatin is constricted in two with the cell, and it is nothing unusual, to see stands extending some distance into each daughter cell when the cells are connected only by a narrow isthmus." An den Polen der sich teilenden Zelle wurden regelmäßig zwei „Chromatinkörnchen" gesehen „at the maximum distance from the plane of constriction". Ihre Funktion ist nicht klar, Centrosomen schienen sie den Autoren nicht zu sein. Spindelfiguren konnten bisher nicht aufgedeckt werden. Wenn es sich nicht um irrige Beobachtungen infolge unvollkommener Technik handelt, so weicht also *Porphyridium* von den Florideen in karyologischer Hinsicht weit ab. Aber wir müssen wohl noch weitere Untersuchungen abwarten.

Wenden wir uns jetzt zu den Pilzen.

Da haben wir gleich eine Familie vor uns, die dem eben genannten *Porphyridium* in etwas zu ähneln scheint, nämlich die Entomophthora-

ceen[1]). E. W. OLIVE (1906) beschreibt nämlich für die hierhergehörige *Empusa*, daß eine ausgeprägte Kernspindel völlig zu fehlen scheint (Fig. 175). Die Kerne werden in den Prophasen oval, um sich dann später in der Gegend des Äquators einzuschnüren. An den beiden Polen erscheinen intranucleäre Centrosomen, und jedes zeigt dabei einen ungefärbten Innenteil ohne Centriol sowie eine stärker tingierte Randzone. Zu jedem Centrosom „converges from all sides a system of fibrous radiations"; sie scheinen aus „Linin" zu bestehen, das mit Chromatin imprägniert ist. Darauf sollen sich diese nach den Polen zu kontrahieren und die färbbare Substanz so hierher befördern. Eigentliche Chromosomen

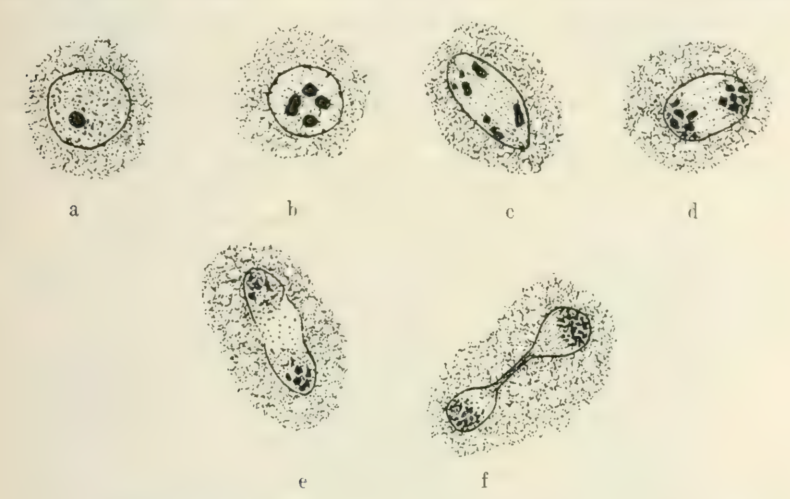


Fig. 176. ***Entomophthora Americana.*** **Kernteilung. a Ruhekern. b Prophase mit Chromosomenbildung. c frühe Anaphase mit typischer intranucleärer Spindel. d späte Anaphase, die Tochterchromosomen nahe den Polen. e Telophase, die Tochterkerne durch eine zwischen ihnen aufgetretene Vakuole getrennt. f Telophase. Trennung der Tochterkerne durch Einschnürung. Vergr. 1000. (Nach L. W. RIDDLE.)**

schienen OLIVE zu fehlen und damit auch ihre Anordnung in eine Äquatorialplatte. Die Kernmembran wurde erst in der Telophase resorbiert. Gleich darauf entstehen die Tochterkerne.

Wäre die Beschreibung richtig, so hätten wir jedenfalls einen höchst eigenartigen Typus der Kernteilung vor uns. Aber es muß uns stutzig machen, daß für *Empusa Grylli* und *Entomophthora*-Arten von L. W. RIDDLE (1906a) ein völlig anderer Modus beschrieben wurde, der weit mehr mit den sonst bekannten übereinstimmt, ja an den mancher Siphonocladiales und Siphonales zu erinnern scheint.

Wir sehen in Fig. 176 jedenfalls eine schöne intranucleäre Spindel und die allmähliche Ausbildung typischer Chromosomen, die sich dann in die Spindel einordnen. Eine „richtige" Metaphase schien RIDDLE allerdings zu fehlen. Vielleicht konnten sich die Chromosomen spalten und trennen, bevor die Spindel recht fertig war. Die Tochterkerne

---

[1]) Die älteren Untersuchungen von CAVARA (1899a b), die eine Beziehung zur Saccharomyceten-Kernteilung herstellen wollten, sind jedenfalls jetzt lange überholt.

schienen sich auf zweierlei Weise zu bilden. Einmal (e) trat eine Vakuole zwischen den beiden Polen auf und die Spindelfasern verschwanden dann hier. Aber es wurden auch (f) Bilder gesehen, die einen Zusammenhang durch die Kernmembran noch für einige Zeit gewährleisteten, nachdem der Kern in der Äquatorialgegend immer mehr eingeschnürt war.

Es ist wohl sehr unwahrscheinlich, daß OLIVEs und RIDDLEs Beobachtungen beide richtig sind. Eine Entscheidung kann ich nicht geben. Ich habe sie beide hergesetzt, um zur Weiterforschung hier ganz besonders anzuregen.

Gegen E. W. OLIVE scheint zunächst zu sprechen, daß der von den Systematikern mit den Entomophthoraceen meist zusammengebrachte *Basidiobolus* karyologisch mit seiner Beschreibung der *Empusa*-Teilung wenig Gemeinsames hat. Der Pilz ist oft untersucht worden. Auch OLIVE selbst hat ihn studiert, und er weist auf das ganz differente Verhalten gegen die übrigen Entomophthoreen hin. EIDAM (1887) stellte für *Basidiobolus* zuerst fest, daß hier eine Mitose mit typischer Kernplatte vorliegt; das übrige war indes noch irrig. Und erst FAIRCHILD (1897) beschrieb dann die „kurze, fast zylindrische" Kernspindel und die Einordnung der Chromosomen korrekter. Die genaueste Schilderung rührt indes von E. W. OLIVE (1907a) her (Fig. 177)[1]. Er bestätigt die Existenz der breitpoligen intranucleären Spindel. An jedem Pole findet sich ein discusähnliches „archoplasmatisches" Gebilde ein, das einem Centrosom ohne Centriol entsprechen dürfte. Es entwickelt sich zu der sogen. „Polplatte". Zahlreiche, sehr kleine Chromosomen differenzieren sich in der Prophase und bilden später die schon von EIDAM festgestellte Äquatorialplatte. Ihre Längsspaltung konnte noch nicht beobachtet werden. Der Nucleolus verschwindet frühzeitig. In den Anaphasen wandern die Chromosomen zu den Polen. In den Telophasen bricht dann die Spindel in der Mitte auseinander, um zwei „Halbspindeln" zu bilden. Es findet sich hier eine hyaline Zone ein, innerhalb der sich dann die Zellplatte anlegt (vgl. oben S. 190).

Auch lebend wurde die Mitose von *Basidiobolus* bereits eingehend studiert und zwar von RACIBORSKI (1896). Aus seinen Protokollen seien die folgenden Daten reproduziert:

8^h^ 58′. Im Kern sind längsgerichtete fibrilläre Strukturen sichtbar.

8^h^ 59′. Der Kern wird kürzer, fast quadratisch, an beiden Kernpolen zeigen sich im Plasma bedeutende Anhäufungen von Körnchen.

9^h^. Die Kernplatte wird sichtbar.

9^h^ 1′. Der Kern ist breiter als lang, fast rechteckig.

9^h^ 4′. Der Kern ist im Verlaufe einer halben Minute zweimal länger geworden als er vorher war.

9^h^ 5′. An beiden Polen der jetzt ovalen Kernfigur werden die chromatischen Platten sichtbar, zwischen ihnen liegt hyaline Substanz.

9^h^ 7′. Am Äquator der „Kerntonne" sammeln sich kleine Körnchen.

9^h^ 12′. Die kleinen unregelmäßigen Tochterkerne entfernen sich von der Stelle der mitotischen Figur gegen das Zellinnere.

[1]) Auf die Arbeiten von LOEWENTHAL (1903) und WÓYCICKI (1904) sei nur verwiesen.

So günstig wie für *Basidiobolus* liegen die karyologischen Verhältnisse im allgemeinen bei den Phycomyceten nicht. Die Beobachtungen die wir hier sonst noch über die Mitosen haben, sind im übrigen recht ungleichmäßig. Relativ am besten bekannt sind die Mitosen der Peronosporaceen, Saprolegniaceen und Pythiaceen. Charakterisieren lassen sie sich kurz dahin, daß sich intranucleäre Spindeln mit Centriolen[1]) vor-

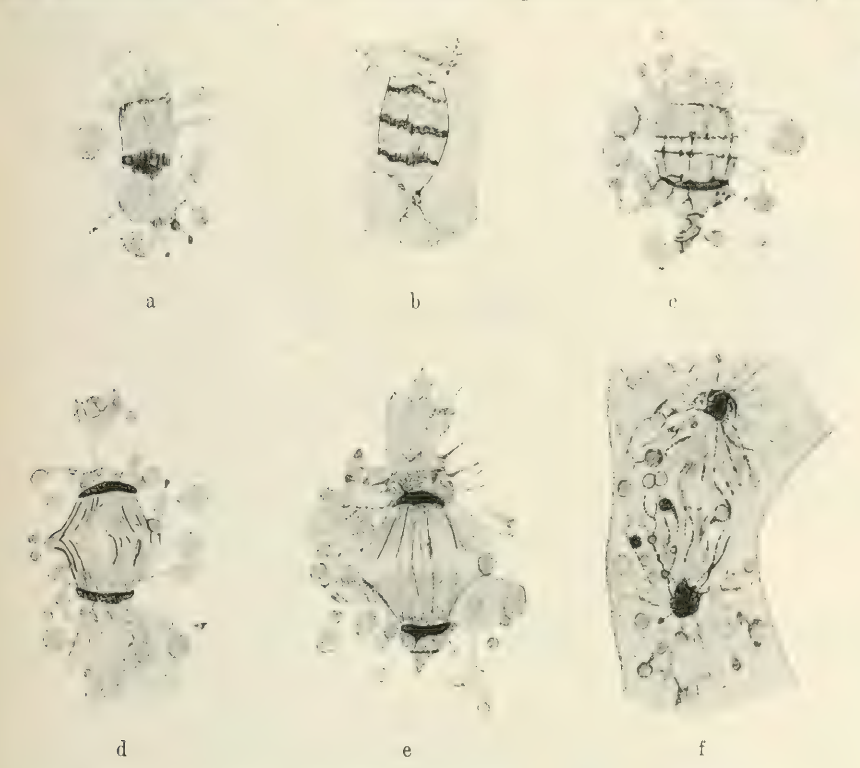


Fig. 177. *Basidiobolus ranarum*. Kernteilung. a frühe Äquatorialplatte. b späte Äquatorialplatte, man beachte die dunklen „Polplatten". c Anaphase, an den Polen die „Polplatten". d Telophase, Chromosomen und Polplatten erscheinen verschmolzen. e Telophase, die Spindelfigur in zwei „Halbspindeln" gesondert. f Rekonstruktion der Tochterkerne und Trennung der Halbspindeln weiter vorgeschritten. (Nach E. W. OLIVE.)

finden, die kurz vor der Teilung im Kern sichtbar werden, sich teilen und dann an die Pole stellen (Fig. 178). Die Chromosomen sind durchweg klein, ihre Einordnung in die Äquatorialplatte, ihre Längsspaltung und ihre Beförderung nach den Polen gehen durchweg nach dem bekannten Schema. Die Nucleolen bleiben oft bis zum Ende der Mitose bestehen, allerdings nehmen sie zuweilen an Größe allmählich ab (MURPHY 1918); sie beteiligen sich also in keiner Weise an der Chromosomenbildung. Die Tochterkerne erscheinen anfangs etwas „schnabelförmig", weil sie nach der Seite, an der das Centriol liegt, leicht aus-

[1]) Die älteren Untersucher sahen diese nicht immer. Doch war wohl nur die unzureichende Technik daran schuld.

gezogen sind. Nach einiger Zeit runden sie sich wieder ab und die Centriole scheinen zu verschwinden. Krüger (1910) wies zwar für die Conidien von *Albugo candida* auch Centriole am Ruhekern nach. Doch ist das bisher noch von anderer Seite nicht bestätigt. Und andere Autoren treten für jedesmalige intranucleäre Entstehung ein.

In wie weit kleinere Einzelheiten, die bei der Teilung beschrieben sind, als typisch zu gelten haben, steht wohl noch dahin. Am meisten werden wir darauf Gewicht zu legen haben, wenn die diesbezüglichen Beschreibungen von ein und demselben Beobachter herrühren. So sagt z. B. Ruhland (1903), daß die Kernwand bei den Peronosporeen eher als bei den Albugineen aufgelöst werde. Auch ist darauf hinzuweisen, daß speziell die Mitosen in den Oogonien, welche „Coenocentren" enthalten, insofern mechanisch beeinflußt erscheinen, als die einen Spindelpole hier „fixiert" sein können (z. B. F. L. Stevens 1901b für *Albugo candida*), also jedenfalls eine Art „Anziehung" hier ausgeübt ist. Daraus kann dann eine Figur von beinahe der doppelten Normallänge resultieren.

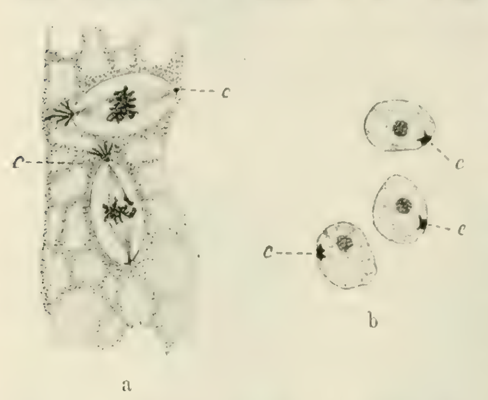


Fig. 178. *Achlya polyandra*. a Kernteilung im Oogon (Metaphase). b Ruhekerne mit den intranucleären Centriolen. (Nach Mücke.)

Für weitere Details sei auf die Originalarbeiten verwiesen. Die Saprolegniaceen[1]) *(Achlya, Saprolegnia)* wurden von Hartog (1895, 1896, 1899), Trow (1895, 1899, 1904), Davis (1903), Claussen (1908) und Mücke (1908b) studiert, desgleichen die Pythiaceen von Trow (1901) und Miyake (1901), endlich bei den Peronosporaceen *Peronospora* von Wager (1899, 1900) und Krüger (1910), *Phytophthora* von Murphy (1914, 1918), *Sclerospora* von F. L. Stevens (1902) und Ruhland (1903), *Plasmopara* von Rosenberg (1903a), *Albugo* von Wager (1896), Berlese (1898), F. L. Stevens (1899, 1901a u. b, 1904), Davis (1900), Ruhland (1903) und Krüger (1910).

Einige Unrichtigkeiten in der Deutung der Mitosen kommen bei manchen Autoren nur insofern vor, als sie irrtümlicherweise glaubten, in denen der Antheridien und Oogonien „Reduktionsteilungen" sehen zu sollen.

Für die Mucorineen liegen noch keine eindeutigen Angaben vor. Centriole dürften jedenfalls genau wie bei den Oomyceten vorhanden sein, und M. Hartmann (1911, S. 15) meinte selbst zu beobachten, daß sie aus dem Nucleolus hervorgingen. Genauere Daten verdanken wir in erster Linie F. Moreau (1911a, 1913a) für verschiedene Spezies (siehe Fig. 179). Denn Henckell (1906), Lendner (1908a) und Guéguen (1909) machten noch zu ungenaue Angaben.

Nach Moreau würden sich bei Vorhandensein extranucleärer Centriole gleich zu Anfang der Teilung Kernmembran und Nucleolus auflösen

[1]) Noch J. E. Humphrey (1893, S. 68) meinte stets Amitose als Teilungsmodus annehmen zu sollen.

und in den Prophasen nur je zwei Chromosomen bilden. Diese ordnen sich dann in eine typische Äquatorialplatte ein. Die Spindel erscheint sehr langgestreckt. Längsspaltung der Chromosomen und Wanderung nach den Polen hin verlaufen nach der Regel. Aber schon gegen die Abgrenzung der Chromosomen werden von BURGEFF (1915) schwerwiegende Bedenken erhoben. Und so sind wohl auch die übrigen Angaben noch nicht als endgültig zu betrachten[1]). Die Kerne sind eben so winzig, daß die bei der Teilung auftretenden Strukturen durch unsere Fixierungsmittel nur zu leicht verändert werden.

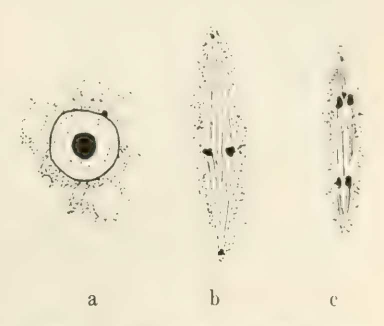


Fig. 179. *Mucor spec.* a Ruhekern mit dem extranucleären Centriol. b—c Meta- und Anaphasen der Kernteilungen. (Nach F. MOREAU.)

Die frühzeitige Lösung der Kernmembran und damit die Bildung einer Spindel, die nicht auf den Kernraum beschränkt bleibt, ist jedenfalls bei dem von DANGEARD (1906b) untersuchten *Ancylistes Closterii* als bewiesen anzusehen. Hier wird (Fig. 180a) der Nucleolus in der Prophase ausgestoßen; er lagert sich polwärts neben den Kern. Innerhalb der Kernhöhle ordnet sich die chromatische Substanz zu einer Art „Band" an, das sich dann in zwei Chromosomen spalten soll. Nun tritt die Spindel auf (b), die Chromosomen spalten sich längs und begeben sich nach den Polen (c). Noch lange bleiben sie durch Spindelfasern verbunden, welche sich stark färben (d—g). Endlich reißt die Karyodesmose und die weit voneinander getrennten Tochterkerne runden sich ab (h—i). Der Nucleolus wurde inzwischen im Cytoplasma aufgelöst.

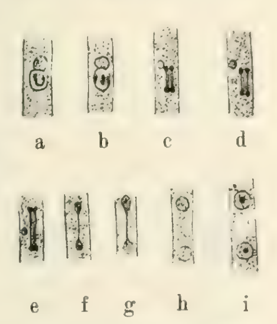


Fig. 180. *Ancylistes Closterii.* Kernteilung. a Prophase. b Metaphase. c—e fortschreitende Spindelverlängerung während der Telophase. f—g Karyodesmotische Verbindung der beiden Tochterkerne. h—i Tochterkerne fertig. (Nach DANGEARD.

Wir können wohl somit bei den Phycomyceten zwei verschiedene Typen der Mitose unterscheiden, den der Oomyceten einerseits, den der Mucorineen und *Ancylistes* andererseits. Es ist vielleicht von gewissem phylogenetischen Interesse, daß wir bei den Eumyceten im wesentlichen dieselben beiden Typen vorfinden. Und zwar kommt der erste — mit Erhaltenbleiben der Kernmembran — den Ascomyceten, der zweite mit frühzeitiger Lösung der Wandung den Basidiomyceten zu. In wie weit sich das systematisch verwerten läßt, soll hier nicht untersucht werden. Wir besitzen bereits eine ganze Anzahl von Angaben über die Mitosen der Ascomyceten, aber in erster Linie sind hier die des Ascus untersucht, von denen die beiden ersteren als „allotype" uns erst später (Kap. 6b) beschäftigen werden. SADEBECK (1883) war der erste, der sie

[1]) Das gilt wohl ebenfalls für die Angaben betreffs der Leptomitacee *Blastocladia strangulata*, die BARRETT (1912b) macht. Die Nucleolen sollen hier Karyosomnatur haben, sich querteilen und zwischen den Teilhälften eine Art Spindel entstehen lassen. Das Chromatin soll zudem im Karyosom lokalisiert sein.

für *Exoascus alnitorquus* (vgl. unten) beschrieb. Nach dem Résumé, das GUILLIERMOND (1913, S. 406—407) gibt, darf wohl als gesichert gelten, daß fast durchweg die Kernmembran lange erhalten bleibt. Allein bei *Humaria rutilans* sah er selbst eine frühere Lösung der Wandung, und ähnliches beschrieb ARNAUD (1912) für *Apiosporium (Capnodium) meridionale.* In den frühen Prophasen sammelt sich das chromatische Material des Außenkerns zu Chromosomen an, während sich innerhalb des Nucleus eine Spindel mit starker Ausbildung der „Fasern" zeigt. An den Polen sieht man deutliche Centriole. Die Meinungen über ihren Ursprung gehen noch auseinander. Die einen sind von ihrer Permanenz und damit von ihrer Existenz auch während der Kernruhe überzeugt (z. B. HARPER 1895a, 1897, 1900, 1905, SANDS 1907, FAULL 1905, 1912). Sie würden sich allerdings unmittelbar neben dem Kern befinden. Demgegenüber will MAIRE (1905b) einen intranucleären Ursprung annehmen. GUILLIERMOND selbst glaubt (1913, S. 408), daß „si le centrosome au début paraît souvent logé à l'intérieur de la membrane nucléaire, cela peut tenir à une illusion d'optique, au fait que le centrosome occupe une situation tel qu'il est vu par transparence" und neigt somit der erst skizzierten Ansicht zu.

Jedenfalls stimmen die Autoren darin überein, daß sich während der Prophasen die Centriole verdoppeln und das eine nun eine Wanderung ausführt, bis jeder Spindelpol durchaus seine scharfe Begrenzung erhalten hat. Die „Halbspindeln", die sich zeitweise dabei anlegen, erinnern an die ähnlichen Gebilde, die wir bei *Chlorogonium* (s. S. 264) kennen lernten. Sie vereinigen sich dann zur Vollspindel, und nun treten die Chromosomen zur Äquatorialplatte zusammen, spalten sich längs und begeben sich in gewohnter Weise zu den Polen. Auffallen tut dabei eine meist ziemlich ungleichzeitige Wanderung der Einzelchromosomen. Während dessen sehen wir häufig eine stärkere Verlängerung der Spindel eintreten, so daß die Tochterplatten weiter voneinander entfernt werden. Dadurch wird die Kernmembran mechanisch zerrissen. Der Nucleolus scheint gar keinen Anteil an der jungen Mitose zu nehmen, er liegt vielmehr an einer Seite der Spindel, um sich erst ganz allmählich im Cytoplasma aufzulösen.

Diese Resultate sind zumeist an den sogenannten „dritten Teilungen" im Ascus gewonnen, die ja im Gegensatz zu den beiden ersten typisch somatische Mitosen sind (s. z. B. Fig. 181). Und alle Autoren, die wir bei der Besprechung der allotypen Teilungen kennen lernen werden (Kap. 6b), haben mehr oder weniger ausführlich darüber geschrieben. Nur die FRASERsche Schule sieht hier eine besondere Form der Mitose, die sie „Brachymeiose" getauft hat. Dementsprechend dürfen wir z. B. die Arbeiten von FRASER (1907b, 1909, 1913), FRASER und WELSFORD (1908), FRASER und BROOKS (1909) und CARRUTHERS (1911) in diesem Punkte nicht als korrekt ansehen.

Relativ selten sind die Mitosen in den gewöhnlichen Hyphenzellen beschrieben. Wegen der meist sehr kleinen Kerne ließen sie sich in ihren Einzelheiten schwieriger untersuchen. Darum ist auch häufig die Rede von einer „Amitose", wo es sich jedenfalls nur um „verklumpte" Mitosen handelt (s. auch Kap. 7). BEAUVERIE und GUILLIERMOND (1903, S. 278 für *Botrytis*) drücken sich vorsichtiger aus, wenn sie sagen, die Teilung „pourrait se . . . rattacher à l'amitose". Ich erwähne im übrigen

die Angaben von DANGEARD (1897) für *Sphaerotheca*, die von GUÉGUEN (1899a u. b) für *Sterigmatocystis* und *Penicillium*, die von FAULL (1905) für *Hydnobolites*, *Lachnea* und (1911, 1912) für Laboulbeniaceen, die von SCHÜRHOFF (1907) für *Penicillium*, die von FRASER (1908) für *Humaria*, die von W. H. BROWN (1911b) für *Lachnea*, endlich die von FR. M. BACHMANN (1913) für *Collema*. Centriole sind im allgemeinen nicht oder schwer zu sehen. GUÉGUEN (1899b, S. 186) erwähnt sie zwar schon für die Mitosen bei der Conidienbildung von *Sterigmatocystis*. BACHMANN (1913) findet sie bei *Collema pulposum* an den Spindelenden, trotzdem die Spindel selbst hier häufig fast unsichtbar war. Und W. H. BROWN (1911b) (s. Fig. 182), der vegetative Mitosen in den Hyphen von *Lachnea* bei besonders starker Vergrößerung abbildet, bemerkte, daß sie in jeder Teilung de novo zu entstehen schienen. Sie stellen hier im übrigen kein „punktförmiges“ Organ dar, „but rather a flattened area, apparently composed of many granules“. Ihre Teilung und die Halbspindelbildung können wir in Fig. 182b u. c verfolgen.

Fig. 181. *Laboulbenia chaetophora*. Frühe Anaphase einer „dritten“ Mitose des Ascus. Deutliche in der Kernmembran gelegene Centriole, von denen sogar ins Cytoplasma starke „Strahlungen“ ausgehen. Vergr. 2700. (Nach FAULL.)

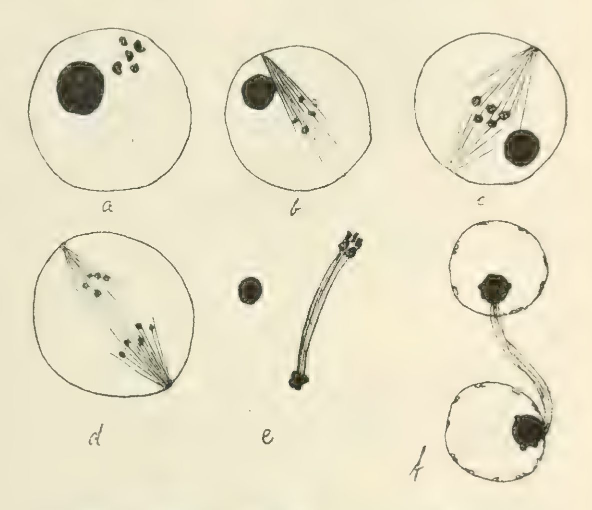


Fig. 182. *Lachnea scutellata*. Somatische Mitosen im Apothecium. a Erstes Auftreten der Chromosomen im Ruhekern. b Ausbildung der ersten „Halbspindel“. c Vollspindel und Äquatorialplatte. d Anaphase. e Kernwand gelöst, die Tochterkomplexe der Chromosomen noch karyodesmotisch verbunden. f Tochterkerne mit Karyodesmose. Vergr. 11200. (Nach W. H. BROWN.)

Wenden wir uns jetzt zu dem zweiten Typus der Eumyceten, der an die Mucorineen und *Ancylistes* anschließt. Für die Ustilagineen freilich besitzen wir überhaupt noch keine einwandfreie Beschreibung einer somatischen Mitose, da die Kleinheit der Nuclei die Beobachtung bisher noch zu sehr erschwerte. Auch HARPERS (1898) Schilderungen

für das Promycel von *Ustilago scabiosae* können kaum genannt werden. Zu erwähnen ist nur die scharf zugespitzte bipolare Spindel, die in „tief färbbaren Körnchen“ endigt, sowie die langdauernde Existenz der Nucleolen, die wie bei den Ascomyceten außerhalb der Spindel liegen bleiben. (Über die Teilungen bei der „Hefesprossung“ der Ustilagineen [MAIRE 1898] vgl. oben S. 274).

Für die Uredineen kennen wir im wesentlichen den Verlauf der Teilung, wenn auch noch manche sehr eigentümlichen Angaben eine Nachprüfung verdienen. So glauben, oder glaubten doch z. T. wenigstens, einige gute Forscher, wie JUEL (1898) und BLACKMAN (1904), daß in gewissen Fällen noch keine individualisierten Chromosomen vorhanden sind. Wahrscheinlich ist mir das nicht sehr, da wir bei den Reduktionsteilungen allemal typische Chromosomen sehen. Sicher ist wohl aber schon jetzt das eine: die Kernwand löst sich sehr frühzeitig auf, und die Nucleolen können wie bei *Ancylistes*, aber auch bei den Ascomyceten, noch lange neben den Spindeln liegen, ja manchmal (z. B. CHRISTMAN 1907b, S. 520) sich ziemlich weit von diesen lagern.



Fig. 183. *Phragmidium speciosum.* Zwei „conjugierte Spindeln“ in Anaphase. Deutliche Strahlung an den Polen. (Nach CHRISTMAN.)

GUILLIERMOND (1913, S. 404) sagt zwar resumierend: „Les mitoses du mycélium végétatif ne laissent pas distinguer de fuseau“, aber gleich die Mitosen bei der Bildung der Äcidiosporen und Spermatien, die doch auch rein somatische sind, lassen zum mindesten öfters primitive Spindeln (Fig. 183) in Form einiger schwacher Fäden erkennen. Und Mad. MOREAU (1914c, S. 72) sagt ausdrücklich, daß eine typische Spindel ausgebildet sein könne, „un fuseau aux deux bouts et terminé par un centrosome à chaque extrémité“. In andern Fällen freilich (Fig. 184) ist das Cytoplasma, wenn sich die Tochterchromosomen noch nicht zu Ruhekernen vereinigt haben, völlig spumoid ohne die allergeringsten Fasern.

Die älteren Untersucher wie ROSEN (1893), POIRAULT und RACIBORSKI (1895a b c, 1896), sowie SAPPIN-TROUFFY (1896) haben sichtlich die Mitosen etwas zu sehr schematisiert; auch MAIRE (1902) bringt in seinen umfassenden und grundlegenden Studien wohl etwas „unnatürliche“ Bilder. Spindelfasern sieht auch er meist nicht, nur bei *Coleosporium* findet er (S. 36) „un fuseau plus ou moins rudimentaire“. Bessere Figuren haben uns wohl JUEL (1898), HOLDEN und HARPER (1903), BLACKMAN (1904), CHRISTMAN (1905, 1907a b), E. W. OLIVE (1908), DITTSCHLAG (1910), HOFFMANN (1912), Madame MOREAU (1913a b, 1914c) und COLLEY (1918) gebracht. Die Frage der Chromosomenzahlen, die noch recht strittig ist, soll uns erst später (Kap. 9a) beschäftigen. Besonders fällt die sehr unregelmäßige Verteilung der Chromosomen auf; dadurch kommt es eigentlich kaum zu einer normalen Äquatorialplatte. Und dann dürfte eine sehr frühzeitige Längsspaltung sowie eine völlige Trennung der beiden Chromosomenhälften vorhanden

sein. Schließlich formieren sich aber „normale“ Tochterkerne. Ob Centriole in den somatischen Zellen stets vorhanden sind, ist wohl zwar nicht überall angegeben; aber die öfters beschriebenen „Polstrahlungen“ (s. Fig. 183) würden jedenfalls darauf schließen lassen. E. W. OLIVE (1908), Madame MOREAU (1913a, 1914c) und COLLEY (1918) geben Centriole sogar schon für den Ruhekern an, und sie fanden deren Teilung zu Beginn der Prophase. Letzterer (S. 642ff.) beobachtete bei *Cronartium ribicola* sogar, daß das Chromatingerüst deutlich auf dieses Centriol hin gerichtet, somit eine Polarisation des Ruhekerns durchgeführt ist.

Was die Teilung selbst anlangt, so beschreibt er eine Art Spindel und er sieht, daß die Chromosomen „seem to flow along the outer surface of the spindle rather than to be drawn definitely apart by attraction fibers“. Und zur Zeit der Anaphase sind noch immer „fibrous connections“ zwischen den Tochterchromosomengruppen zu sehen. WEIRS (1912) Urteil, daß die Uredineen-Mitosen „of an exceedingly simply type“ wären, ist somit kaum gerechtfertigt.

Eine Überleitung zu den sonstigen Basidiomyceten bildet die parasitisch lebende Auricularinee: *Eocronartium muscicola*, die FITZPATRICK (1918a) untersuchte Die mitotischen Figuren sind wohl die gleichen wie bei den Rostpilzen: frühe Ausstoßung der Nucleolen, die sehr lange neben der Spindel liegen bleiben können, eine Spindel mit Centriolen, Auflösung der Kernmembran in der Meta- oder frühen Anaphase[1]).

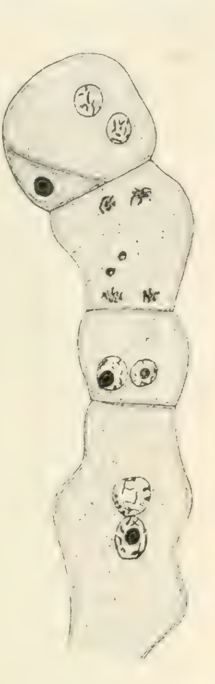


Fig. 184. *Puccinia Falcariae.* Junge Äcidiosporenreihe. Die oberste Zelle hat soeben eine einkernige „Interkalarzelle“ gebildet. In der zweitobersten findet die zur Zwischenzellbildung führende Teilung gerade statt. Mitosen in später Anaphase. KeineSpindelfasern zu sehen. Vergr. 1350. (Nach DITTSCHLAG.)

Auch die nicht parasitischen Basidiomyceten schließen sich enge an. Die drei eben hervorgehobenen charakteristischen Merkmale sehen wir gleichfalls[2]). Centriole scheinen stets vorhanden zu sein, sind aber oft schlecht sichtbar, nach Mlle. BENSAUDE (1918, S. 68) gehen sie aus den Kernen hervor. Die besten Abbildungen rühren wohl von KNIEP (1911, 1913, 1915, 1916, 1917) und Mlle. BENSAUDE (1918) her (s. Fig. 185 und 186). Man sieht da deutlich die scharfe Abgrenzung gegen das Cytoplasma und ihre starke Tingierbarkeit während der Anaphasen. Ferner bleiben die Teilkerne, wie oft bei den Ascomyceten, vor ihrer gänzlichen Rekonstruktion durch den Rest der Fasern noch eine Zeitlang verbunden. Über die Frage der Chromosomen-Individualität soll wieder erst später (Kap. 9a) gesprochen werden. Ich verweise auch auf die dort erst

[1]) Mithin wohl etwas später als dies meist bei den Uredineen der Fall ist.

[2]) Mlle. BENSAUDE (1918, S. 48) beschreibt für die Keimschläuche von *Coprinus* Mitosen, bei denen gar keine Spindelfasern differenziert waren (vgl. was wir von den Uredineen sagten). Auch gibt sie an, daß bei allen somatischen Teilungen die Nucleolen hier meist früh innerhalb des Kerns schon gelöst wurden. Bei *Armillaria mucida* sah sie zwar die Kernkörperchen ins Plasma ausgestoßen, aber hier auch sehr bald sich lösen.

zusammengestellte Literatur. KNIEP berichtet noch darüber, wie bei rein mechanischer Beeinflussung die Form der Spindelfigur sich verändern kann. So sind die Teilungsbilder der Kerne in den „Schnallenbildungen“ (1913, S. 374 usw.) kleiner als bei anderen vegetativen Kernen, weil „der beschränkte Raum hier die Erreichung der normalen Größe nicht gestattet“ (s. a. Fig. 185).

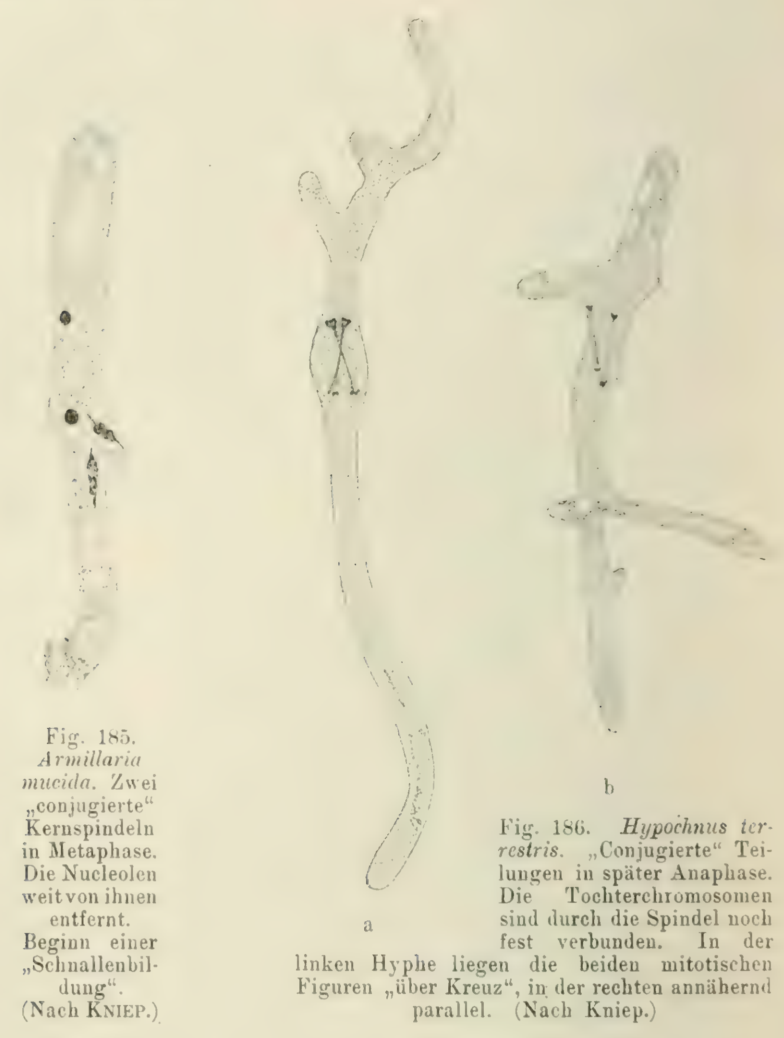


Fig. 185. *Armillaria mucida.* Zwei „conjugierte“ Kernspindeln in Metaphase. Die Nucleolen weit von ihnen entfernt. Beginn einer „Schnallenbildung“. (Nach KNIEP.)

Fig. 186. *Hypochnus terrestris.* „Conjugierte“ Teilungen in später Anaphase. Die Tochterchromosomen sind durch die Spindel noch fest verbunden. In der linken Hyphe liegen die beiden mitotischen Figuren „über Kreuz“, in der rechten annähernd parallel. (Nach Kniep.)

Sehr eigenartig sind JUELS (1916, S. 26) einpolige Spindeln bei *Clavaria aurea*, welche als Resultat nur einen Kern liefern können. Wir müssen wohl noch nähere Beschreibung abwarten. Dagegen möchte ich die Mitosen, die MALINOWSKI (1913) für die Sporen von *Cyathus olla* beschreibt, auf Kunstprodukte zurückführen. Die Nuclei sollen hier nämlich immer undeutlicher werden und an ihre Stelle soll eine Anzahl von chromatischen Körnchen treten. Ein Teil von ihnen soll im Cytoplasma sich

lösen, die andern sich zu den Tochterkernen ansammeln. Wir brauchen indes wohl bis auf weiteres auf diese Angaben nicht näher einzugehen.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß die Basidiomyceten, was bereits unsere Figuren 183—186 zeigten — und ebenso gewisse Stadien der Ascomyceten — während eines Teils ihrer Entwicklung sich „konjugiert“ teilen (schon POIRAULT u. RACIBORSKI 1895a, 1896). Das hängt mit dem sonderbaren Verhalten während ihrer Befruchtung zusammen, indem nämlich die ♂ und ♀ Kernanteile nicht fusionieren, sondern sich nur nebeneinander lagern und die Zelle zweikernig machen (s. a. oben S. 225). Näheres werden wir darüber in Kap. 8 erfahren.

d) Die abweichenden Mitosen bei den Peridineen und Diatomeen

Inhalt: Die Peridineen-Mitose, speziell die Frage ihrer Chromosomen-Längsspaltung. Die Diatomeen-Mitose mit ihrer „Centralspindel“.

Bevor wir uns zu den Mitosen der höheren Pflanzen wenden. bleiben uns noch zwei Pflanzenklassen zu besprechen übrig, die in ihrem Kernteilungsmodus ziemlich beträchtlich von den bisher beschriebenen abweichen. Es sind dies die Peridineen und Diatomeen, beides Klassen von Organismen, die eine phylogenetische Weiterentwicklung nicht mehr erfahren haben, und dabei sich relativ früh von den Crypto- resp. Chrysomonaden getrennt haben dürften. PASCHER (1914, 1921) hat denn auch die Peridineen und Cryptomonaden als „Pyrrophyta“, die Diatomeen und Chrysomonaden als „Chrysophyta“ zusammengefaßt und allen übrigen Algenklassen gegenübergestellt. Lange glaubte man bekanntlich, die Diatomeen mit den Desmidiaceen oder auf Grund ihrer Färbung womöglich mit den Phaeophyceen in stammesgeschichtlichen Zusammenhang zu bringen. Diese Versuche dürfen wir mit PASCHER wohl als definitiv gescheitert ansehen. Und wenn wir die Kernteilungen der Gruppen miteinander vergleichen, werden wir uns sagen, daß kaum eine nähere Beziehung besteht. Dagegen ist es vielleicht in Zukunft möglich, einen karyologischen Zusammenhang der Peridineen und Diatomeen mit „ihren“ Flagellatenascendenten zu konstruieren. Kurz gesagt, den Peridineen fehlt die typische Spindelbildung, und die Chromosomen werden ohne sichtliche Beteiligung irgend einer „lokomotorischen Komponente“ des Kerns oder des Cytoplasma auf die Tochterkerne verteilt, während gerade umgekehrt bei den Diatomeen eine vom Kern ganz unabhängige, unter dem Einfluß eines extranucleären Centrosoms stehende „Centralspindel“ sich während der Prophase von außen in den Nucleus hineinschiebt und so der Mitose einen sehr auffallenden Charakter gibt. Wir wissen freilich noch zu wenig von den Kernteilungen der Crypto- und Chrysomonaden (vgl. oben S. 262), um zu sagen, ob hier irgendwelche „Übergangstypen“ existieren.

Schon früher (vgl. S. 61) sprachen wir von dem merkwürdigen Bau des Ruhekerns, der bei den meisten Peridineen zu beobachten ist. Die Bildung „fädiger“ Strukturen läßt fast an eine sehr ausgesprochene Persistenz der Chromosomen während der ganzen Kernruhe denken. Bereits der erste Untersucher LAUTERBORN (1895) stellte für *Ceratium hirundinella* fest, daß Centriole hier völlig fehlen und daß niemals eine Spindel vorhanden ist. Nur zeigt sich eine Neugruppierung der Fäden, verbunden mit einer starken Streckung des Kerns, so daß der Quer-

durchmesser sich verringert. Bald macht sich eine Einschnürung in der Äquatorialebene bemerkbar, und der Kern zerreißt hier hantelförmig. Wir hätten damit also eine Amitose vor uns, die ziemlich an den s. Zt. von REMAK (1852) geforderten Kernteilungsmodus erinnert. Nach vollzogener Teilung runden sich die Tochterkerne ab und stellen den Bau des Ruhekerns wieder her. Bei diesem von LAUTERBORN beschriebenen Modus müssen die Fäden natürlich in der Mitte durchreißen, und identifizieren wir sie mit den sonstigen Chromosomen, so würden wir damit zu einem ganz abweichenden Teilungsmodus, einer Quer- statt einer Längsspaltung, kommen. Alle Peridineenforscher haben nun aber diese Querteilung bestätigt, so daß an ihr kaum zu zweifeln ist (ENTZ 1909, JOLLOS 1910, BORGERT 1910, 1912). Aber ENTZ stellte auch für *Gonyaulax* und BORGERT für *Ceratium tripos* var. *subsalsa* und einige andere Spezies fest, daß daneben noch eine wirkliche Chromosomen-Längsspaltung vorhanden ist (Fig. 187). Sie ist bereits in den Prophasen sichtbar (a), aber die beiden Partner scheinen sich nicht auf die beiden Tochterkerne zu verteilen, sondern gemeinsam nach dem nächsten Pole zu wandern (b, c). Das ergibt die sonderbare Konsequenz, daß dann die Chromosomenzahl in jeder folgenden Kerngeneration sich verdoppeln muß. BORGERT glaubt nun, daß unmittelbar auf jede Mitose eine Amitose folgen soll, durch die die Chromosomenzahl wieder auf die Normalzahl gebracht wird, indem einfach die eine Hälfte an den einen, die andere an den andern Pol wandert. v. NEUENSTEIN (1914, S. 31) meint zwar, man könne BORGERT vorläufig nicht widersprechen, aber das ganze klingt doch zunächst so unwahrscheinlich und weicht so gewaltig von unseren sonstigen Kenntnissen über „Reduktionsteilung" (vgl. Kap. 6) ab, daß eine Nachprüfung von anderer Seite dringend gefordert werden muß.

Daß ähnliche „Amitosen" in der Tat vorhanden sein können, gibt auch APSTEIN (1910) an; bei der „Zellknospung" sollen sie allein in Betracht kommen. Von dem regelmäßigen Rhythmus BORGERTs berichtet er aber nichts.

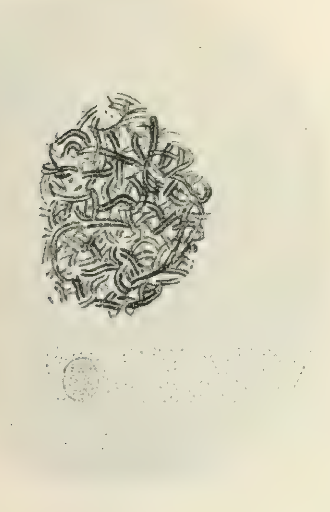
Neben der Längsspaltung der Chromosomen ist dann von BORGERT auch auf ihre Umstellung hingewiesen (Fig. 187). „Verliefen sie anfangs in dem ruhenden Kern dorso-ventral, so stellen sie sich jetzt mit ihrer Längenausdehnung in einer gegen die früheren um 90° gedrehten Ebene ein." Damit kommt es zu einer Art „Äquatorialplatte" (b), die allein wegen der großen Länge der Kernsegmente etwas von den bisher beschriebenen abweichend ausschaut. Aber diese Bildung, verbunden mit der Längsspaltung, erlaubt es doch, von einer echten Mitose zu sprechen, der nur jede Spindelbildung fehlt[1]).

Geht denn die Mitose hier wirklich ohne jede „lokomotorische Komponente" vor sich? JOLLOS (1910) meint, daß das nicht ganz der Fall ist, und will in einem der zahlreich vorhandenen Nucleolen, die willkürlich auf die Tochterkerne verteilt werden, ein Centriol aufdecken. Immerhin soll es bei *Ceratium* an Bedeutung eingebüßt haben. Dafür aber beschreibt er bei *Gymnodinium fucorum* typische Centriole in einem Karyosom und gibt auch an, daß die Tochtercentriole bei der Teilung eine Zeitlang noch durch Centrodesmose verbunden bleiben.

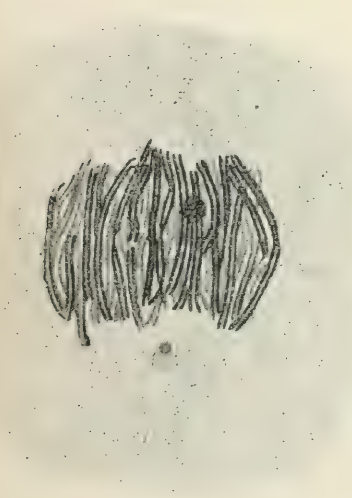
[1]) Man achte aber auf die feinen „Streifen" im Cytoplasma, die sich während der Anaphase vorübergehend zeigen.

Mit andern Worten, wir hätten dann hier eine Form der „Promitose“. Für andere Gymnodinien ist indes das Centriol noch nicht gesehen worden. DOGIEL (1906) sah es weder bei *G. lunula* noch bei *G. roseum*, beschreibt allerdings für letztere Art eine Verbindung der Tochterkerne in Gestalt einer Brücke, „die aus abgesondertem und etwas intensiver färbbarem Plasma besteht“. So ist hier wenigstens irgend eine Art von „Centrodesmose“ doch nicht von der Hand zu weisen.

Für *Oxyrrhis marina* hatte bereits vor JOLLOS KEYSSELITZ (1908) ein Karyosom mit Centriol gesehen und eine Promitose beschrieben. SENN (1911) bestätigte das und hat auf Grund der vergleichenden Karyologie diese Gattung zu den Peridineen gestellt. Denn auch die gleiche Umordnung der „Fäden“ findet sich bei



a



b



c

Fig. 187. *Ceratium tripos.* Kernteilung. a Knäuelstadium, bereits mit deutlicher Chromosomenlängsspaltung. b Äquatorialplatte, beginnende Chromosomenquerteilung. c Späte Anaphasen. Eine ganz schwache faserförmige Differenzierung ist im Cytoplasma sichtbar. (Nach BORGERT.)

ihr wie bei *Gymnodinium* und *Ceratium*. Aber SENN wie V. NEUENSTEIN (1914, S. 29) machen darauf aufmerksam, daß die Teilung des Kerns schon sehr weit vorgeschritten sein kann, wenn das „Centriol“ noch ungeteilt ist. Somit kann es als Teilungsursache nicht gut in Betracht kommen.

M. Hartmann (1909a, 1911) hat vorgeschlagen, die „massigen“ Kerne der Peridineen als „Polykaryen“ zu betrachten und jedes Chromosom einem Monokaryon als gleichwertig anzusehen. M. E. ist diese Bezeichnung ziemlich unnütz, da im Prinzip sich jedes Chromosom unter

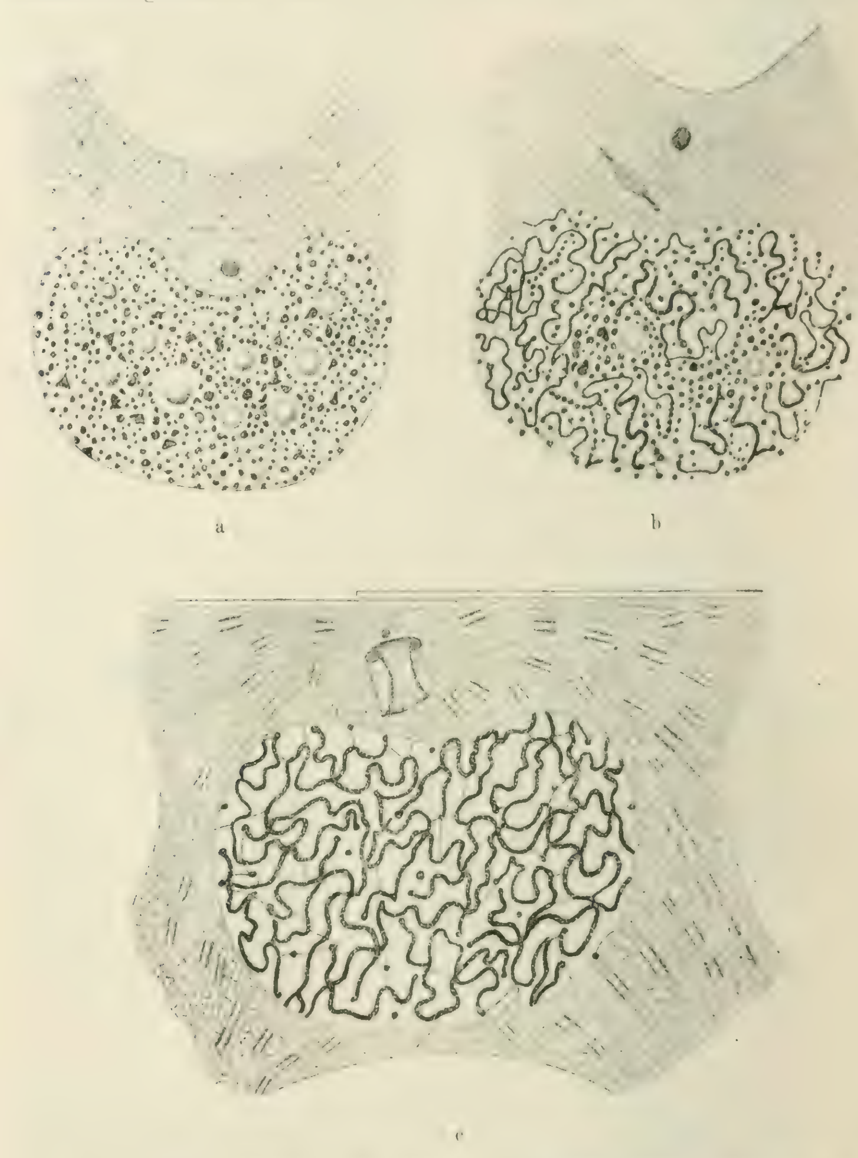
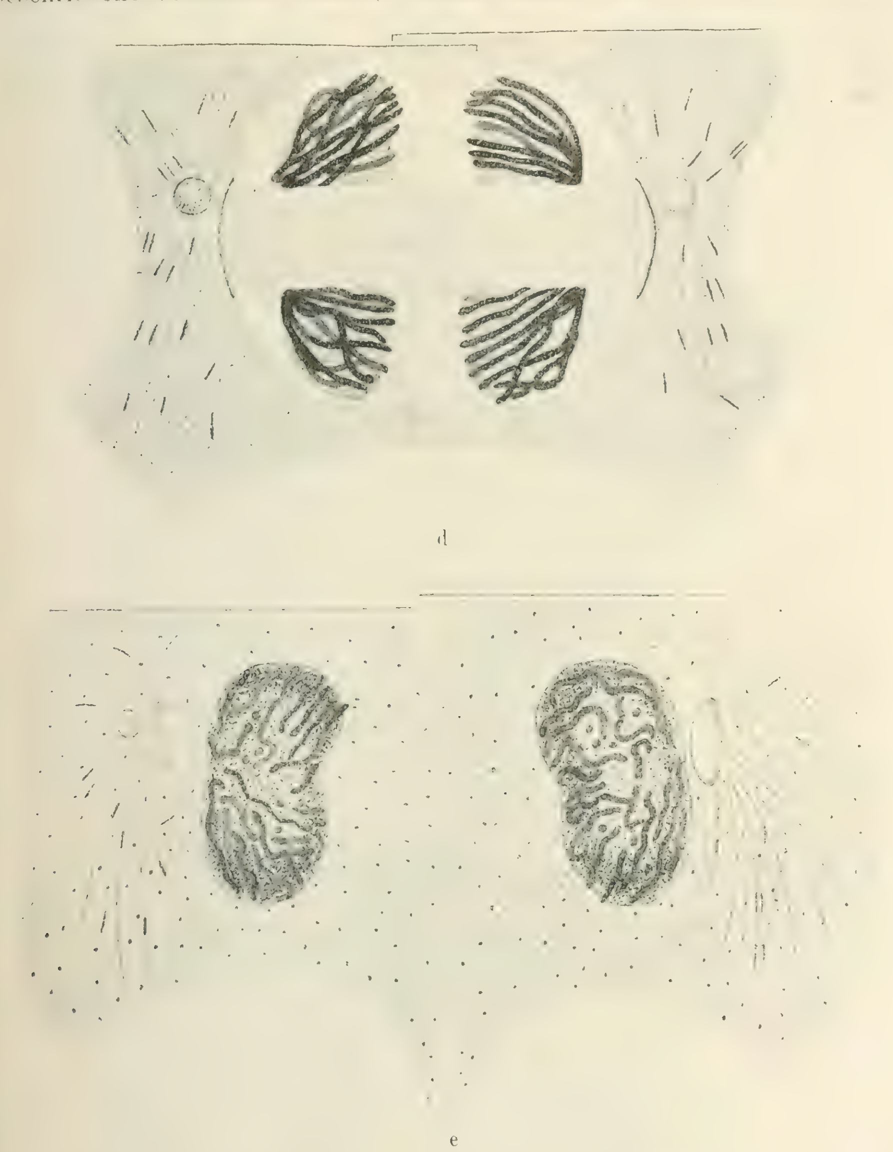


Fig. 188. *Surirella calcarata.* Kernteilung. a ruhender Kern. Centrosom in der Einbuchtung des Nucleus. b Anfang der Prophase, Beginn des Auftretens von „Fäden“ im Kerninnern, Centrosom im Mittelpunkt einer plasmatischen Strahlung. Zwischen ihm und dem Kern die junge „Centralspindel“. c vorgeschrittene Prophase, Zerfall in Einzelchromosomen. Centralspindel gewachsen, ihre beiden Polflächen sind konkav gewölbt und zeigen an einem Ende dunkle fast kugelige Körper, die später Centrosomennatur annehmen. Das ursprüngliche Centrosom ist gegen früher stark verkleinert.

bestimmten Umständen zu einem Sonderkern umformen kann (vgl. Kap. 5e, 7, 9a). Immerhin verdient in diesem Zusammenhange die Tatsache Beachtung, daß eine von CAULLERY (1910) als *Ellobiopsis Chattoni* beschriebene verwandte Gattung anstatt eines großen Kerns zahlreiche



d Anaphase. Auseinanderrücken der Tochterchromosomen längs der mächtig vergrößerten Centralspindel, die nun die Achse der Teilungsfigur annimmt. Die „sekundären" Centrosomen haben sich noch vergrößert. Sie liegen inmitten von Plasmastrahlen e Mitose fast beendet, nur noch eine schwache Andeutung von „Verbindungsfasern" vorhanden. In den Tochterkernen sind die Einzelchromosomen noch gut zu erkennen. Centrosomen und Plasmastrahlungen gleichfalls deutlich.
Vergr. ca. 1200. (Nach LAUTERBORN.)

kleinere besitzt. Es ließe sich also denken, daß diese durch Vereinigung zu einem Polykaryon den „massigen“ Typus der übrigen Peridineen bilden könnten.

Haben wir in den Peridineen eine Organismenklasse geschildert, welche bei im übrigen hochentwickelter Form der Mitose eine typische Kernspindel gar nicht mehr ausbildet, so haben wir bei den Diatomeen eine Gruppe vor uns, die eine mächtige von außen eindringende „Centralspindel“ entwickelt. Hier wie da handelt es sich wohl aber um Konstruktionen, die phylogenetisch betrachtet, in eine „Sackgasse“ geführt haben.

Bei der Schilderung der Kernteilung folgen wir den klassischen Untersuchungen von LAUTERBORN (1893, 1896) (Fig. 188). Schon BÜTSCHLI (1891) hatte bei *Surirella* ein Centrosom „als Mittelpunkt einer Plasmastrahlung“ in einer Einbuchtung des Ruhekerns gelagert gesehen (vgl. auch H. L. SMITH 1886 und oben S. 152). Ein besonderes Centriol im Innern scheint, wie LAUTERBORN mit Nachdruck betont, zu fehlen (Fig. 188a). Und auch die von BÜTSCHLI gesehene Strahlung beginnt erst mit der Prophase. Darauf rückt das Centrosom aus der Kernbucht heraus, nimmt etwas an Volum zu und stellt sich in die Mittelebene der Zelle ein. Bald danach sehen wir hart am Centrosom ein anfangs kleines sehr blasses Kügelchen, das vielleicht durch Teilung aus diesem hervorging. Es nimmt rasch an Größe zu, entfernt sich dabei immer mehr vom Centrosom und rückt gegen die Oberfläche des Kerns hin, um hier zu einer gegen früher ziemlich voluminösen, aber stets außerordentlich schwach tingierbaren Kugel anzuschwellen. Erst jetzt beginnt im Kern die Umordnung der chromatischen Substanz zu Chromosomen, und während diese immer weiter ihrer definitiven Gestaltung zustreben, erhält das Kügelchen „die Gestalt einer etwas gewölbten und teilweise schwach verdickten rundlichen Platte, welche, ihre Fläche den Schalenseiten zuwendend, das Plasma in scharfer Richtung durchsetzt“ (Fig. 188b). Bald darauf — die Nucleolen sind im Kerninnern inzwischen geschwunden — nimmt das eigenartige extranucleäre Gebilde die Gestalt eines anfangs niederen Zylinders an, der seine Mantelfläche den Gürtelseiten der Zelle zukehrt. Es findet sich auch eine zarte „Streifung“ ein, die Höhe des Zylinders vergrößert sich immer mehr und das Centrosom beginnt dafür zu schwinden. Es sieht so aus, als wenn seine Substanz an den Polen des Zylinders verteilt würde. Kurze Zeit später sehen wir jedenfalls die neuen Centrosomen von hier auswachsen. Der Zylinder, den wir mit LAUTERBORN „Centralspindel“ nennen wollen, vergrößert sich zu einem garbenförmigen Gebilde, dessen Polflächen konkav gewölbt oder wellenförmig verborgen erscheinen (Fig. 188c). Darauf wandert die Centralspindel in den Kern ein. Hier liegt sie zunächst exzentrisch, rückt aber unter stetiger Größenzunahme gegen die Mitte, um sich senkrecht auf beide Schalenseiten einzustellen. Die Chromosomen spalten sich längs, beide Teilhälften bleiben aber noch längere Zeit beisammen. Dann ordnen sie sich in Form eines Ringes zur Äquatorialplatte an. Die Spindelfasern verlaufen nun annähernd parallel von Pol zu Pol, um hier etwas zu divergieren. Nach längerer Ruhepause trennen sich die Chromosomenhälften, und so wird der Ring in zwei Tochterringe zerlegt (Fig. 188d). Ana- und Telophasen weisen, was die Chromosomenwanderung anlangt, keinerlei Besonderheiten mehr

auf. Die Centralspindel wächst dabei sehr in die Länge, scheint aber nach LAUTERBORN auf die direkte „Beförderung“ der Chromosomen keinen wesentlichen Einfluß zu haben, da sie nicht in unmittelbare Beziehung zueinander treten. Je mehr sich die Chromosomen den Polen nähern, desto mehr verengert sich die „Öffnung“, durch die die Centralspindel die beiden Tochterkomplexe verbindet. Schließlich schnüren sich die polaren Enden der Spindel durch. Die Kerne umgeben sich allseitig mit einer neuen Membran (Fig. 188e) und drehen sich allmählich um 180° und zwar so, daß ihre Einbuchtung schließlich der Mitte der Zelle und damit den sich neu bildenden Schalen der Tochterzellen zugekehrt ist. Die Zeit, die die ganze Kernteilung brauchte (incl. der im engen Zusammenhang damit befindlichen Zellteilung) betrug (kontrolliert unter den Verhältnissen, die auf dem mikroskopischen Deckglas vorhanden waren) 5—5½ Stunden.

Außer *Surirella* studierte LAUTERBORN auch noch einige andere Diatomeen-Gattungen auf ihre Mitosen hin, und zwar *Nitzschia sigmoidea, Pleurosigma attenuatum, Pinnularia oblonga* und *P. viridis*. Nur in Details fanden sich Unterschiede gegenüber *Surirella* vor. So trat die Centralspindel bei *Pinnularia* und *Pleurosigma* etwas später auf, bei ersterer Gattung hart an der Kernoberfläche, bei letzterer in einiger Entfernung vom Nucleus. Die eigenartige „Centrierung“ der Chromosomen auf die Spindel hin sehen wir in Fig. 189. Wenn die Chromosomen keinen „Ring“ in der Äquatorialplatte bilden, sondern voneinander weiter getrennt bleiben, so hängt das wohl einfach mit ihrer geringeren Größe zusammen. Ferner fielen bei der Centralspindel noch besondere „Mantelfasern“ auf, die die innere „Garbe“ so einhüllen, daß die Gesamtfigur tonnenförmig wird.

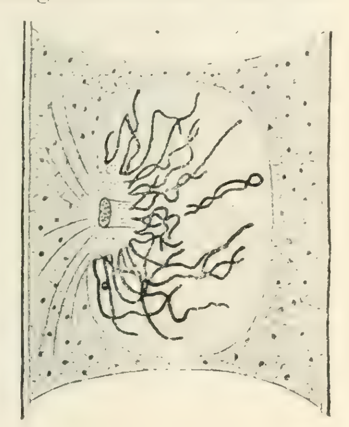


Fig. 189. *Pleurosigma attenuatum.* Einrücken der Centralspindel in den Kern. (Ansicht von der Schalenseite.) Sämtliche Chromosomen richten sich radiär zu ihr. Vergr. ca. 1100. (Nach LAUTERBORN.)

Bald wurden LAUTERBORNs so eigenartige Beobachtungen von anderer Seite bestätigt. MITROPHANOW (1898, S. 311) freilich sah für *Striatella* zwischen den Tochterkernen nur einen „bisquitartigen Strang, an dessen dickem Ende man auseinandergehende Chromatinhäufchen und dazwischen eine helle Brücke bemerkt“, hat also die Phänomene offenbar ziemlich oberflächlich studiert. Aber KARSTEN (1900) hat bei dem Studium der allotypen Teilungen von *Surirella saxonica* doch auch den somatischen Mitosen genügende Aufmerksamkeit geschenkt. Die Differenzen gegenüber LAUTERBORNs Darstellung sind relativ geringfügig. Die Spindel sah er erst viel später sich anlegen, nachdem die Chromosomendifferenzierung fertig war. Auch hält er jene für einen Hohlzylinder, während LAUTERBORN nur an eine Aushöhlung der Polflächen glaubt. Endlich scheint ihm die von diesem angenommene Entstehung neuer Centrosomen aus den Spindelpolen unwahrscheinlich. Aus den Resten der alten Centralspindel entwickeln sich vielmehr nach ihm in jedem Tochterkern die neuen Centrosomen, die bei der nächsten Mitose dann direkt wieder zur Spindel werden.

Weiter hat VAN WISSELINGH (1913a) noch die Mitosen von *Eunotia maior* studiert. Die Centralspindel selbst beschreibt er ähnlich wie die vorigen Autoren, nur hat er nie eine „Streifung“ an ihr wahrgenommen. Über ihren Ursprung vermochte er nichts auszusagen. Die Äquatorialplatte ist wie bei *Surirella* ausgesprochen ringförmig, aber bei dem Auseinanderweichen der Tochterringe verlängert sich die Spindel hier nicht besonders. Irgendwelche Centrosomen konnte er nicht auffinden.

Die Angaben PERAGALLOS (1907) für *Biddulphia mobiliensis* und *Cerataulis laevis* hat schon PAVILLARD (1910, S. 540) mit den Worten abgetan, daß „le vocabulaire spécial, assez étrange, de l'auteur ne permet guère d'enregistrer ses résultats jusqu'à plus ample informé“. Ersterer glaubt an Amphinucleolen und den Beginn der Teilung durch deren karyosomatische Durchschnürung; ferner läßt er als Äquatorialplatte ein anscheinend strukturloses Band von chromatischer Substanz auftreten, das sich darauf erst in Chromosomen sondern soll. Jetzt erst soll sich auch an einem Pole ein Centrosom zeigen und die Kernmembran verschwinden. Völlig phantastisch sind endlich die Angaben über die Wanderung der Chromosomen zu den Polen und die Bildung der neuen Tochterkerne. Da PERAGALLOS Zeichnungen mehr als dürftig sind, brauchen wir wohl nicht den Versuch zu machen, ernsthaft diese Daten zu diskutieren.

Immerhin würde es sicher von Interesse sein, durch weiteres Studium ausfindig zu machen, ob bei den Diatomeen neben den vorliegenden Beschreibungen auch noch wesentlich andere Mitosentypen existieren, die uns vielleicht einen Fingerzeig geben könnten, wie sich die Kernteilung bei *Surirella*, *Pinnularia* usw. phylogenetisch herausgebildet hat.

e) Die Mitosen bei den höheren Pflanzen

Inhalt: Die Frage des Vorkommens von Centrosomen. Allgemeine Übersicht der Kernteilungsphasen. Die Prophase: Ausbildung der Chromosomen im Ruhekern. Struktur der jungen Chromosomen. Frage nach der Existenz eines continuierlichen oder discontinuierlichen „Spirems“. Anlage und Ausbildung der Kernspindel. Auflösung der Kernwand, der Nucleolen und Kristalloide. Die Metaphase: „Äquatorialplatte“. Die Ana- und Telophasen: Die Chromosomen-Vakuolisierung und die Frage der anaphasischen Längsspaltung. Das Auftreten von Kernsaft und der neuen Kernmembran. Die „Individualität“ der Chromosomen. Die „Karyomeren“.

In die „höheren Pflanzen“, zu denen wir jetzt übergehen, beziehen wir außer den Archegoniaten und Blütenpflanzen auch die Characeen mit hinein, die karyologisch mit den erstgenannten in allem Wesentlichen übereinstimmen. Die Hauptdifferenz gegenüber den meisten der bisher behandelten Gruppen ist das anscheinend völlige Fehlen echter Centrosomen und gegenüber sämtlichen Gruppen die „unmittelbare“ Verknüpfung der Zellteilung mit den bei der Kernteilung sich zeigenden Spindelfasern. Wo hierin Ausnahmen zu beobachten sind (vgl. Kap. 4d), konnten sie als sekundäre Ableitungen aufgefaßt werden.

Was zunächst die Centrosomenfrage anlangt, so wurde sie zum ersten Male für die höheren Pflanzen aufgeworfen, als GUIGNARD (1891a c, 1894) behauptete, die fraglichen Körperchen bei der Teilung der Sporen-Mutterzellen wahrzunehmen. Auch im Endosperm von *Lilium*, den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* usw. meinte er die Centrosomen als permanente Zellorgane zu finden, ja, er beschrieb in scheinbar ein-

wandfreier Weise selbst ihre Teilung. Und so überzeugend war die Kraft dieser klar gezeichneten Bilder, so sehr erschien es den Forschern selbstverständlich, daß eine völlige Parallelität zwischen den Teilungen in Tier- und Pflanzenreich vorhanden war, daß jetzt in rascher Folge Arbeiten erschienen, in denen überall Centrosomen beschrieben wurden. (Ausnehmen wollen wir dabei die Angaben über die Blepharoplasten, vgl. oben Kap. 4b). De Wildeman (1891a) glaubte sie nämlich auch bei Moosen, *Equisetum* und *Isoetes* zu sehen[1], Mottier (1892, 1895) bildete sie für die Embryosack-Mutterzellen von *Arisaema* und *Hepatica* ab. Schottländer (1892, S. 272) beschrieb sie für die Antheridien von Moosen und Farnen, E. Overton (1893a) bei *Ceratozamia*, J. H. Schaffner (1894, 1896, 1897a und b) bei *Lilium*, *Allium*, *Alisma*, *Sagittaria*, *Ceratozamia*, *Osmunda* usw. für die verschiedenartigsten Gewebe. J. E. Humphrey (1894) sah sie bei *Psilotum* und *Lilium*, Demoor (1895) bei *Tradescantia* (hier selbst „lebend"), Farmer (1895a) bei Lebermoosen, Campbell (1895) bei *Equisetum*, Kaiser (1896) bei *Chara* und *Nitella*, wenn auch erst „nach langem vergeblichen Suchen", Calkins (1897) bei *Pteris*, Chamberlain (1897a und b) bei *Salix* und *Lilium*. Ja sogar Strasburger (1893a, 1895) vermochte sich der Suggestion nicht zu entziehen und bildete selbst für die Pollen-Mutterzellen von *Larix* Centrosomen ab. Uns erscheint es jetzt kaum faßbar, daß man hier der Theorie zuliebe bestimmte gleichgültige Körnchen oder Tröpfchen im Cytoplasma mit so prinzipiell wichtiger Funktion betraute. Dagegen können wir es eher verstehen, wenn tatsächlich morphologisch gut abgegrenzte Bestandteile zum Rang von Centrosomen erhoben wurden, wie es von Karsten (1893b) in den Sporen-Mutterzellen von *Psilotum* für die Nucleolen geschah, die hier zufällig nicht in den Prophasen der Teilung aufgelöst wurden, sondern sich polwärts begaben[2].

Aber es dauerte nicht lange, bis die gesunde Reaktion kam. Und zwar war es Farmer (1895c), der gerade für eines von Guignards anscheinend besten Objekten, nämlich für die Pollen-Mutterzellen von *Lilium*, das Fehlen von Centrosomen nachwies und nur die Existenz bedeutungsloser extranucleärer Nucleolen zugab. Kurze Zeit darauf betont A. Zimmermann (1896, S. 63) in seinem Handbuch, daß er „in verschiedenen pflanzlichen Organen" vergebens nach Centrosomen gesucht hätte, obwohl er „namentlich auch die bei tierischen Objekten fast ausnahmslos zum Ziele führenden Fixierungs- und Tinktionsmethoden in der verschiedenartigsten Weise miteinander kombiniert" habe. Aber er wagte doch noch so wenig, den „regierenden Autoritäten" entgegenzutreten, daß er Guignards Bilder ruhig abbildete und von seinen Beobachtungen

[1]) Freilich überzeugte er sich bald darauf (1891c), daß er Centrosomen mit gewöhnlichen Vakuolen verwechselt hatte.

[2]) J. E. Humphrey (1894, S. 114ff.) polemisiert dagegen stark, aber er wollte dafür die gar nicht existierenden Centrosomen im Guignardschen Sinne sehen! Ganz ähnlich wie Karsten beschrieb übrigens noch 11 Jahre später Bargagli-Petrucci (1905) die Teilungen in den vegetativen Zellen von *Equisetum*. Die Tatsache, daß die Nucleolen unaufgelöst sich zufällig an den Spindelpolen aufstellen, ist auch sonst gelegentlich gesehen (s. z. B. Rosen 1896, S. 264 für *Phaseolus*). Vgl. auch Perriraz 1906, der die Centrosomen gleichfalls von Nucleolen ableiten möchte. Doch sind sämtliche Angaben dieses Autors in einer eingehenden Studie von Cattorini (1914) widerlegt worden. Und man denke an Thom (1899) und M. Wilson (1911), die die Blepharoplasten der Farne und Moose von Nucleolen ableiten möchten (s. a. S. 154).

nur meinte: „Die pflanzlichen Centrosomen dürften somit zum mindesten eine von den tierischen abweichende Zusammensetzung besitzen.“ Auch RACIBORSKI (1897b, S. 351) stimmte ZIMMERMANN völlig bei, trotzdem er sowohl bei *Fritillaria* wie bei *Asclepias* gelegentlich Bilder bekommen hatte, die auf die GUIGNARDsche Weise hätten erklärt werden können. Wenn die Schnitte jedoch hinlänglich dünn waren, „so erschienen die vermeintlichen kugeligen Centrosomen nur als Centra der radiären Plasmastrahlungen“ (vgl. Kap. 5f) und nicht als individualisierte und scharf begrenzte Organe.

a b

Fig. 190.
Pellia epiphylla. a erste Mitose in der keimenden Spore mit deutlichen Plasmastrahlungen von den Spindelpolen aus. b Beginn der Prophase der zweiten Mitose. Die „Centrosomen“ scheinen völlig typisch zu sein. Vergr. ca. 1500. (Nach CHAMBERLAIN.)

Es war eine glückliche Tatsache, daß zu dieser Zeit in STRASBURGERS Laboratorium sich eine ganze Anzahl von tüchtigen jüngeren Forschern zusammenfanden, welche somit Gelegenheit hatten, ihre Präparate auszutauschen und sich von den tatsächlichen Differenzen bei Thallophyten und höheren Pflanzen zu überzeugen (OSTERHOUT 1897, MOTTIER 1897, JUEL 1897a, DĚBSKI 1897, HARPER 1897, FAIRCHILD 1897, SWINGLE 1897). Und von ihnen wurde nun der „Hauptschlag“, wie KÖRNICKE (1903, Seite (85)) sich ausdrückt, gegen GUIGNARD geführt. Jetzt vermochte sich auch STRASBURGER zu der nüchternen Wirklichkeit zurückzufinden, und er legte in monographischer Bearbeitung (1900a) die Centrosomenfrage völlig klar. GUIGNARD (1897, 1898, 1899c) suchte seine Lehre zwar noch zu halten, allein in den Abbildungen wurden die Centrosomen immer kleiner und unschärfer, hatten bestenfalls noch Centriolnatur mit schwacher oder gar keiner Strahlung. Und der französische Forscher gab zu, daß sie manchmal, wie bei *Limodorum* (1898, S. 164), kaum mehr zu differenzieren seien. J. H. SCHAFFNER (1898) wollte für *Sagittaria* wie für die Zellen der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* gleichfalls die fraglichen Organe retten, die „to all intents und purposes centrospheres“ wären, und FULLMER (1898, 1899) suchte die Centrosomen bei *Pinus* und *Hemerocallis* aufzudecken[1]). Der Kampf erlahmte jedoch.

[1]) FULLMER sah sie aber nie am Ruhekern. Nur während der Mitosen glaubte er, daß kleine Körnchen von Centriol-Habitus an den Spindelenden auftreten.



Fig. 192. *Allium Cepa.* Kern- und Zellteilung in der Wurzelspitze. Pro- und Metaphase. (Nach BUCHNER.)



Fig. 193. *Allium Cepa.* Kern- und Zellteilung in der Wurzelspitze. Ana- und Telophasen sowie die Verknüpfung mit der Wandbildung. (Nach BUCHNER.)

Und so wäre zu Beginn des neuen Jahrhunderts die „Centrosomenfrage" tot und begraben gewesen, wenn nicht CH. BERNARD (1900) für *Helosis* und *Lilium*, YAMANOUCHI (1901) gleichfalls für letztere Gattung, J. H. SCHAFFNER (1901) für *Erythronium* aufs neue für das Vorhandensein von echten „Centralkörpern" sich eingesetzt hätten. Aber es ist doch schon charakteristisch, daß diese Autoren die Centrosomen weder in allen Teilungsstadien des Kerns noch in ursprünglicher GUIGNARDscher „Schönheit" aufzudecken vermochten. Auch wir STRASBURGERschen Praktikanten, die wir damals im Bonner Laboratorium arbeiteten, haben uns alle redlich damit plagen müssen, echte Centrosomen zu differenzieren, aber wie zu erwarten, mit negativem Erfolg (z. B. HOF 1898, W. v. WASIELEWSKI 1899, ROSENBERG 1899, TISCHLER 1900, S. 353). Sehr eingehend hat dann KÖRNICKE (1903, S. (87) bis (93)) ganz allgemein für die allerverschiedensten Pflanzen mit gleichem Resultat nach Centrosomen gesucht. Und als CH. BERNARD (1905) noch einmal der GUIGNARDschen Lehre zum Siege verhelfen wollte und KÖRNICKE (1906) mit ihm die Klingen kreuzte, hatte der Bonner Autor keine Veranlassung, etwas von seinen früheren Aussagen zurückzunehmen. PERRIRAZs (1906, s. oben S. 303), CHODATs (1907b) oder HEUSSERs (1915, S. 272) später gemachte Angaben wirkten nur noch wie ein Epilog, auf den eine Antwort sich eigentlich gar nicht mehr verlohnte (s. trotzdem CATTORINI 1914). v. DERSCHAUs (1907, 1908) „Centrosomen" resp. „Sphären" waren überhaupt etwas ganz anderes als das, was man allgemein darunter verstand (s. oben S. 138).



Fig. 191. *Pellia epiphylla.* Die „Centrosomen" wie in voriger Figur, doch sind die Strahlungen auf einfache Zugwirkungen innerhalb der Plasma-„Wabenwände" zurückgeführt. Die scheinbaren Centralkörper selbst beruhen nur auf besonderen Vakuolen. (Nach GRÉGOIRE und BERGHS.)

So blieben nur noch gewisse Körperchen bei den Lebermoosen übrig, die von FARMER und REEVES (1894) für *Pellia*, von VAN HOOK (1900) für *Marchantia* und andere Gattungen, von DAVIS (1901) und CHAMBERLAIN (1903) wieder für *Pellia* gesehen und mit Centrosomen identifiziert wurden (Fig. 190). Aber selbst hier, wo man aus phylogenetischen Gründen, da es sich um besonders „tiefstehende" Archegoniaten handelt (wie die communis opinio anzunehmen pflegt), noch am ersten ihr Vorkommen hätte erwarten dürfen, ließ sich ihre Realität nicht halten. KÖRNICKE (1903, S. (95)) zweifelt sie bereits an, und GRÉGOIRE und BERGHS (1904) zeigten dann, daß es nur besondere Vakuolen sein dürften, die mit Karyolymphe angefüllt wären, welche aus dem Kern diffundierte (Fig. 191). Gewisse Differenzierungen des Cytoplasma in den Anfängen der Spindelbildung, wodurch „Zugwirkungen" in dem spumoiden Bau zur Geltung kämen, vollendeten dann die Täuschung.

So schien denn auch diese Frage „erledigt" zu sein. Aber in den letzten Jahren ist sie nochmals aufgenommen. IKENO (1903b, 1904,

1906) und J. H. SCHAFFNER (1908) hatten sich niemals für gewisse Lebermoose (*Marchantia*) von dem Fehlen der Centrosomen überzeugen können. Das pflegte man nicht sonderlich zu berücksichtigen. Aber auch K. MEYER (1911) für *Corsinia*, ATWELL (1914) für *Ricciocarpus natans*, GRAHAM (1918) für *Chomiocarpon (Preissia)*, FLORIN (1918b) für *Riccardia pinguis* beschrieben aufs neue Centrosomen. Die beiden letztgenannten suchten sie in erster Linie für die Eizellen festzustellen, wo sie deutliche „unipolare Strahlungsfiguren" abgeben sollten.

Ich kann das ohne weiteres noch nicht als gesichert ansehen, fühle mich aber auch nicht kompetent, die klaren Angaben zurückzuweisen. So seien sie für weiteres Studium einfach registriert.

Auf zoologischer Seite besteht allerdings hier und da die Meinung, daß wir Botaniker doch nur noch nicht völlig über die geeignete Technik verfügten, und daß Centrosomen ganz allgemein vorhanden wären (s. z. B. MEVES 1918a, S. 302). Wir sind da natürlich entgegengesetzter Meinung. Aber der Streit wird vollends ganz unentscheidbar, wenn wir mit BELAJEFF (1899, S. 204) sagen wollten, daß in jeder Zelle „das morphologische und dynamische Zentrum" existiere, „welches wir Centrosom nennen", daß aber nicht in jedem Falle sich färbbare Substanz herausdifferenziere. In diese Kategorie von „Centralkörpern" gehören auch die extranucleären Körperchen MARQUETTES (1907, 1908), die in Form von Plastiden, Stärkekörnchen usw. der Zelle eine besondere „Polarität" induzieren sollen. Wir verlieren da ganz den festen Boden unter den Füßen und wir halten uns lieber an NĚMEC (1901b), der bereits vor Jahren davor gewarnt hatte, zufällig in der Nähe der Spindelpole gelagerte Körperchen mit „Centrosomen" irgendwelcher Art zu identifizieren.

Man darf eben nie vergessen, daß TH. BOVERI (1901) ausdrücklich definiert hatte: „Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes, distinktes, dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweiteilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächstzubildenden Zellen liefert." Die letztgenannten Autoren, die an die Realität von Centrosomen in der Zelle der höheren Pflanzen glauben, haben aber gar nicht mehr versucht, sich mit dieser Definition auseinanderzusetzen.

Die zweite Eigentümlichkeit der Mitose bei Characeen, Archegoniaten und Samenpflanzen, nämlich die innige Verknüpfung der Teilungsfigur mit der Spindelbildung, soll uns erst in einem Sonderabschnitt (Kap. 5g) näher beschäftigen.

Es würde sich also, in großen Zügen betrachtet, die Mitose hier in folgender Weise abspielen (vgl. die Übersichtsbilder in Fig. 192 u. 193).

In der Prophase erfolgt wieder eine „Entmischung der Kernkolloide" derart, daß sich an bestimmten Stellen chromatische Substanz ansammelt, und bald konstatiert man, daß dabei soviel gesonderte Einheiten auftreten, als später Chromosomen vorhanden sind (bei *Allium Cepa* z. B. 16)[1]. Sind diese ziemlich lang, so können sie bei Hintereinanderliegen den Eindruck eines einheitlichen Bandes hervorrufen, das man

[1]) In den Figuren sind nicht alle, sondern nur die von benachbarten optischen Ebenen eingezeichnet.

seit FLEMMING (1882, S. 379) „Spirem" nennt. Nach einiger Zeit erfolgt eine Verdichtung und dabei eine Verkürzung der „Fäden" und man erhält das Bild einer „Quersegmentierung". Die Chromosomen sind nun fertig und ordnen sich wieder in einer „Äquatorialplatte" an, wobei in manchen Fällen vorübergehend „sternförmige" Figuren auftreten (FLEMMINGS „Monaster" 1880). Zu dieser Zeit ist eine Längsspaltung immer bereits durchgeführt; über ihr erstes Auftreten bestehen noch Controversen, doch kann die Spaltung vorübergehend wieder undeutlicher werden. Während der Prophasen hat sich die Kernwand in den meisten Fällen ganz aufgelöst, und die Kernspindel zeigt anfangs keine scharfe Begrenzung gegen das Cytoplasma, wenngleich sie später nach bestimmter Fixierung deutlich konturiert erscheinen kann. Relativ selten finden wir intranucleäre Spindeln. In allen übrigen Fällen sieht man die ersten fädigen Differenzierungen außerhalb des Kernraums auftreten und von hier aus nach innen vordringen. Die scharfe Zuspitzung der Spindel auf zwei Pole kann sich unter Umständen erst sehr allmählich herausbilden, ja manchmal überhaupt nicht eintreten. Innerhalb der fertigen Spindel sieht man die Chromosomen sich von der Äquatorialplatte nach den Polen bewegen, wobei die beiden Hälften eines Chromosoms wieder den verschiedenen Polen zustreben. Hier angekommen, legen sie sich infolge der Enge des ihnen nun zur Verfügung stehenden Raums seitlich nebeneinander, es kann noch vorübergehend eine Sternfigur („Diaster") auftreten. Auch hat man zuweilen den Eindruck eines zusammenhängenden Bandes (FLEMMINGS „Dispirem"). Endlich erfolgt unter Vakuolisierung eine intime Vermischung der färbbaren Substanz mit der inzwischen neu secernierten Karyolymphe und Rekonstruktion der Ruhekerne. Die Nucleolen hatten sich meist in den Prophasen ganz gelöst, nur wenn sie größer waren, wurden sie zuweilen ins Cytoplasma als „feste" Körperchen ausgestoßen. Jetzt in den Telophasen des Ruhekerns sieht man sie sich wieder ausscheiden. Die Spindelfigur bleibt, wo Zellteilung unmittelbar auf die Kernteilung folgt, so lange erhalten, daß sich in ihrer Mitte die junge Membran anlegt, die dann seitlich bis zur Berührung mit der Mutterzellmembran weiter wächst.

Nachdem wir uns so im großen orientiert haben, wollen wir auf die Einzelheiten eingehen. Gerade hier müssen wir aber bei der ungewöhnlich großen Literatur eine gewisse Auswahl des Mitzuteilenden treffen, um nicht in Gefahr zu geraten, prinzipiell allzu Unwichtiges zu besprechen. Oft sind auch Strukturen, auf die der betreffende Forscher großes Gewicht legte, später nur als Wirkung der angewandten Fixierungsmittel erkannt worden. Es ist zu bedauern, daß die Lebendbeobachtung in den meisten Fällen ganz im Stich gelassen hat. Zwar ist sie seit TREUB (1878), LUNDSTRÖM (1879) und STRASBURGER (1879c, 1880a) (vgl. oben S. 236) nie ganz aufgegeben worden (BEHRENS 1890b, DE WILDEMAN 1891b, DEMOOR 1895, SAMASSA 1898, STRASBURGER 1900b, insbesondere LUNDEGÅRDH 1910b, 1912d), aber wir brauchen nur LUNDEGÅRDHS Arbeiten aufmerksam durchzulesen, um zu sehen, wie wenig wir doch eigentlich für die Detailforschung damit gewonnen haben. Nicht einmal die Frage nach der Realität der Spindelfasern läßt sich exakt lösen; denn lebend ist fast immer eine anscheinend homogene leicht „gelatinöse" Masse gesehen worden, in deren Raum sich die Chromosomen bewegen oder bewegt werden.

Wenigstens kann man dabei Anhaltspunkte für die Zeit gewinnen, in der eine Mitose unter „normalen“ Umständen zu Ende geführt wird. Bei den besonders günstigen Objekten der Staubfadenhaare von *Tradescantia* hatten schon LUNDSTRÖM (1879) und STRASBURGER (1879c) im ganzen 5—6 Stunden gefunden, davon gingen 3—4 Stunden allein für die Prophasen drauf, während die Metaphase bis zum Beginn der Zellwandbildung in der Telophase nur 15 Minuten in Anspruch nahm. SAMASSA (1898) sah am gleichen Objekt 3—3½ Stunden bis zur Anlage der Zellwand; die Differenzen werden erklärlich, wenn wir an DE WILDEMANS (1891b) Angaben für verschiedene Temperaturen denken, die wir oben (S. 255) mitteilten.

Wenden wir uns jetzt zu den Strukturänderungen, die im Leben sichtbar werden, so haben wir (LUNDEGÅRDH 1912d), wechselnd nach den Chromatinmengen des Ruhekerns, verschiedene Typen zu unter-



Fig. 194. *Vicia Faba.* Kerne in der Wurzelspitze. a frühe Prophase. b—c „Spirem“ (lebend beobachtet). (Nach LUNDEGÅRDH.)

scheiden (Fig. 194 u. 195). Ob wir dabei von Tröpfchen oder von Körnchen sprechen sollen, ist irrelevant, ebenso ob diese zu „Fäden“ zusammentreten oder nicht. Die Hauptsache bleibt, daß man die Lokalisation des Chromatins, also den Entmischungsvorgang der Kernsubstanzen, klar auch im Leben verfolgen kann. Hier hat dieser entgegen dem Verhalten in gewöhnlichen Emulsionen „außerdem einen morphologischen Charakter, denn die elementaren Tröpfchen hängen in bestimmter Weise zusammen“.

Die Kernmembran schwindet nun, die Nucleolen können (z. B. bei *Allium* und *Vicia*) deutlich amöboide Formveränderungen zeigen, sie vakuolisieren sich dabei und pflegen bald gelöst zu werden.

Eine völlig strukturlose stärker lichtbrechende Masse, von LUNDEGÅRDH „Spindelsubstanz“ genannt, sondert sich um den ursprünglichen Kernraum aus und hüllt die immer mehr sich isolierenden Chromosomen ein. Die Metaphase, und damit die definitive Trennung der Chromosomenhälften, war im Leben gar nicht, die Ana- und Telophase nur schlecht zu sehen.

Wir kommen somit um das Studium der entsprechend fixierten und gefärbten Präparate nicht herum, wenn wir die strittigen Einzelheiten näher eruieren wollen. Für ein „Verständnis“ der Prophase möchte ich da zunächst folgende morphologische Probleme hervorheben: 1. Ist bei der Entmischung der Kernsubstanz die erste Anlage der chromatischen

„Individuen“ einheitlich oder „dualistisch“? 2. Sind die jugendlichen Chromosomen homogen, oder bestehen sie aus gesondertem „Chromatin“ und „Linin“ des ruhenden Kerns? Und wenn dies der Fall sein sollte, existiert eine regelmäßige Anordnung, etwa in Form einer „Perlstruktur“? 3. Gibt es immer oder in manchen Fällen ein kontinuierliches Band, ein „Spirem“ im FLEMMINGschen Sinne? 4. Spricht etwas für die Realität der Spindelfasern, die wir in fixierten Präparaten stets sehen? Wie ist im übrigen ihr erstes Auftreten und wie ist ihre Verknüpfung mit den Chromosomen? 5. Liegen endlich Anzeichen dafür vor, daß die Nucleolen eine bestimmte Bedeutung für gewisse Teile des Kerns oder der Spindelfigur haben, bevor sie sich auflösen oder nachdem sie sich aufgelöst haben?

Es muß als ein großer Fortschritt bezeichnet werden, daß man überhaupt die Frage stellte, ob die Orte, an denen die einzelnen Chromosomen sich bilden, bestimmt festgelegt sind, ob also schon der ruhende Kern in eine Anzahl von „Kernbezirken“ zerfällt, die voneinander unabhängig sind, auch wenn für unsere optischen Hilfsmittel die Grenzen verwischt erscheinen. Namentlich der Ausbau der Lehre von der Chromosomen-Individualität war es, der zu dieser Zuspitzung der Frage zwang. Denn noch 1902 hatte z. B. V. TELLYESNICKI mit Emphase betont, daß „von den bisherigen strukturellen Theorien ebenso wie von den Kunstprodukten der ruhenden Kerne nirgends ein Weg, eine Verbindung zu den, in der Gänze des Kernes gleichmäßig, gleichsam mit einem Schlage auftretenden, regelmäßig angeordneten, feinen mitotischen Chromatinfäden führe“. Und selbst 1912 und 1913 noch wird DELLA VALLE nicht müde, den homogenen Ruhekern den „plötzlich entstandenen“ prophasischen Chromosomen gegenüber zu stellen.



Fig. 195. *Allium Cepa.* Kern aus dem centralen Plerom der Wurzelspitze im „Spirem“ (lebend beobachtet). (Nach LUNDEGÅRDH.)

Solche Gedankengänge halten wir jedenfalls für total verfehlt: daß Entmischungen in „typischer Form“ stattfinden, sahen wir ja sogar im Leben. Und die Art und Weise, wie das geschieht, kann z. B. davon abhängen, ob der Kern vorher in „absoluter“ Ruhe sich befand oder nur in einem Zustand der „Interphase“ (LUNDEGÅRDH 1910b), d. h. so kurz nach einer vorangegangenen Kernteilung, daß die Alveolisierung des Chromatins noch gar nicht bis zu Ende durchgeführt war. Ebenso hörten wir, daß die Ruhekerne verschieden gebaut (vgl. Kap. 3a) und besondere Chromocentren (s. oben S. 65 ff.) vorhanden sein können oder fehlen.

Wir legten auch schon früher kein sonderliches Gewicht darauf, daß ihre Zahl genau mit der der Chromosomen übereinstimme. Sowohl GATES (1911a, S. 326) wie LUNDEGÅRDH (1912a, S. 431) weisen darauf hin, daß das Auftreten konstanter Chromosomen-„Individuen“ nur dann verständlich erscheine, wenn wir irgendwelche qualitative Differenzierung des Stoffes dabei als das Primäre ansehen. Die Form dagegen würde

nur von sekundärem Interesse sein. Nun aber erhebt sich die strittige Frage. Sind diese ersten „Anfänge“ der Chromosomen homogen oder haben sie schon eine Art von Intimstruktur? LUNDEGÅRDH (1910b, 1913a) suchte die Lehre eingehend zu begründen, daß ihre erste Anlage stets „dualistisch“ ist. Exakt beweisen ließ sich das freilich nicht. Die „Längsspaltung“ der Chromosomen wurde bei ihrer ersten Entdeckung für die pflanzlichen Kerne (GUIGNARD 1883, HEUSER 1884) noch relativ spät angenommen und nach und nach immer früher gelegt (s. LUNDEGÅRDH 1913a, S. 292). Im einzelnen vergleiche man besonders die Angaben bei A. ZIMMERMANN (1896, S. 55), MOTTIER (1898a), HOF (1898), VAN WISSELINGH (1899), GRÉGOIRE u. WYGAERTS (1903a b), KARPOFF


a

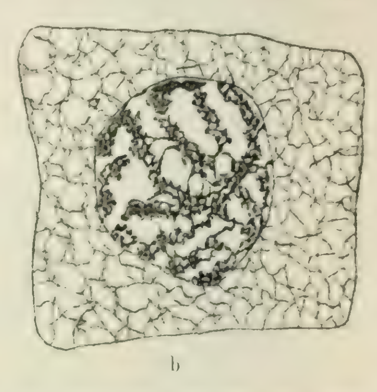
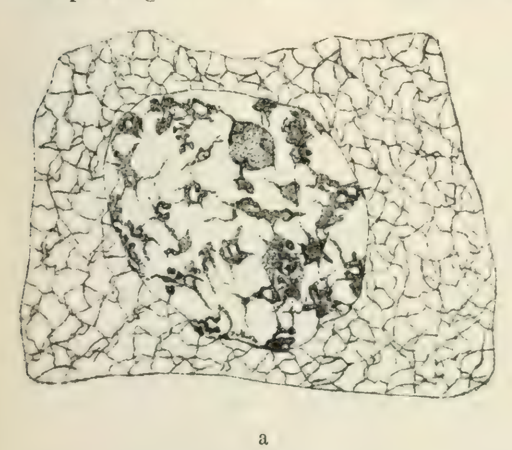

b

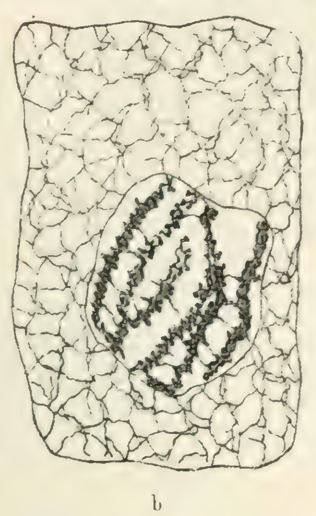
Fig. 196. a *Allium Porrum*, b *A. Cepa*. Differenzierung der prophasischen „spumoiden“ Chromatin-Bänder. (Nach GRÉGOIRE.)

(1904), MERRIMAN (1904), MARTINS MANO (1904), FARMER u. SHOVE (1905), STRASBURGER (1905c), GRÉGOIRE (1906), YAMANOUCHI (1908b), BONNEVIE (1908a, 1911), FARMER und DIGBY (1910), NĚMEC (1910a), STOMPS (1910), LUNDEGÅRDH (1910b, 1913a), DIGBY (1910, 1912, 1914, 1919), FRASER (1911), FRASER u. SNELL (1911), GRANIER u. BOULE (1911a—c), DEHORNE (1911), BEER (1912, 1913), FRISENDAHL (1912), CL. MÜLLER (1912), V. SCHUSTOW (1913), REED (1914), SHARP (1921), S. 153 usw. usw. Wir sehen da genugsame Differenzen betreffs des ersten Auftretens der Spaltung. Wir dürfen uns auch an dieser Stelle entsinnen, daß wir bei niederen Organismen, wie *Euglena*, den Zeitpunkt der Spaltung noch nicht fest in der Mitose fixiert sahen (vgl. oben S. 260ff.). Aber damit können wir bei den höheren Pflanzen kaum rechnen. Vielfach scheint mir bei der Deutung der Bilder auch die theoretische Vorstellung mitzusprechen, daß die prophasische Spaltung mit einer ana- oder telophasischen der vorhergehenden Kernteilung identisch sein müsse. Und dann bestehen insofern Schwierigkeiten, als eine Längsspaltung auch vorübergehend wieder undeutlicher werden kann (vgl. schon Fig. 192). An dieser Klippe sind sicherlich viele der älteren Untersuchungen gescheitert, die erst in der Metaphase, vor dem definitiven Auseinanderweichen der Chromosomenhälften, die Spaltung eintreten ließen. Im übrigen sei auf unsere Ausführungen betreffs der Ursachen der Spaltung

in Kap. 5f verwiesen. Unsere Figuren 196—198 sollen uns zeigen, wie die Spaltung nach GRÉGOIRE (1906) allmählich vor sich geht. Auch



a



b

Fig. 197. *Allium Cepa.* a Chromatin-Bänder im Querschnitt. b stärkere Concentrierung des Chromatins in den Bändern. (Nach GRÉGOIRE.)

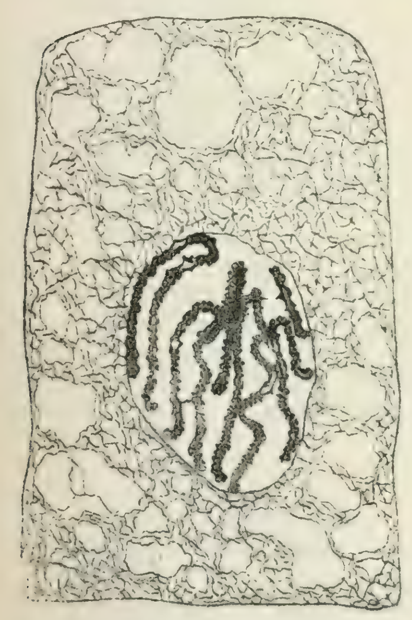


Fig. 198. *Allium Porrum.* Chromosomenlängsspaltung in den Prophasen der Mitose. (Nach GRÉGOIRE.)

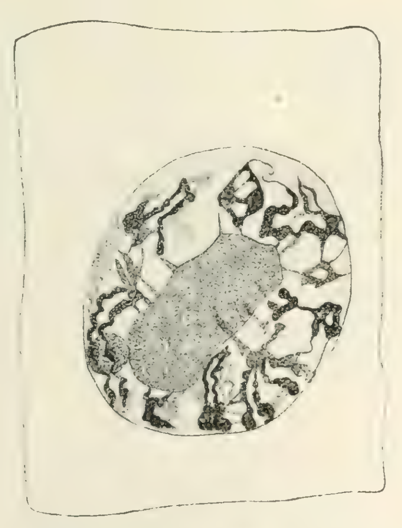


Fig. 199. *Vicia Faba.* „Dualistische Anlage" der Chromosomen in früher Prophase. (Nach LUNDEGÅRDH.

hier also könnte man gewisse Bilder sicherlich für eine von vornherein bestehende telophasische Spaltung verwerten, wie sie LUNDEGÅRDH lehrte: der Gegensatz der Bilder (Fig. 199) ist gar nicht so beträchtlich.

Etwas besser sind wir bezüglich des zweiten von uns aufgeworfenen Problems orientiert. PFITZNER (1881, S. 289) beschrieb in den jungen Chromosomen zuerst eine „Perlstruktur" und wollte die jugendlichen Chromosomen damit in eine Anzahl kleiner aufeinanderfolgender rosenkranzartig angeordneter Kügelchen (oder Tröpfchen) auflösen. Und seitdem ist ähnliches tausendfach gesehen (STRASBURGER 1884b usw., GUIGNARD 1885a, ROSEN 1896, A. ZIMMERMANN 1896, HOF 1898, MERRIMAN 1904, KÅRPOFF 1904, VEJDOVSKY 1907, 1912, LOTSY 1907, CL. MÜLLER 1912 usw. usw.), um nur einige wenige Forscher herauszugreifen, die besonders deutlich die Perlstruktur sahen. Insbesondere war es EISEN (1899), der für ein zoologisches Beispiel (*Batrachoseps*) sogar behaupten wollte, daß diese kleinen Einheiten, die „Chromiolen" „the only constant parts" der Chromosomen seien. So meinte er denn für sein Objekt eine ganz feste Zahl abzuzählen, nämlich 36, die in sechs Unterverbänden, den „Chromomeren" zusammenlägen[1]). Ein theoretisches Postulat war nun, daß diese Chromiolen sich während der Teilung ebenso wie die ganzen Chromosomen vermehren sollten, und das betonte schon PFITZNER (1881). Ja STRASBURGER (1884b, 1888, 1906, 1907b, s. a. E. WILSON 1900, S. 301) und mit ihm viele andere (z. B. CH. E. ALLEN 1905a, MOTTIER 1907, CL. MÜLLER 1912) glaubten, daß jede Chromosomenhalbierung mit einer Spaltung der Chromiolen beginnen solle. VAN WISSELINGH (1899) sowie GRÉGOIRE (1906, 1907) und seine Schule, MARTINS MANO (1904), STOMPS (1910), LUNDEGÅRDH (1912c, 1913a), SHARP (1913, 1920b, 1921, S. 155) zeigten aber m. E. unwiderleglich, daß es sich dabei oft um eine Verallgemeinerung einzelner Zufalls-Strukturen handle. Wenn wir auch die Möglichkeit einer Trennung des Karyotins in „Chromatin" und „Linin" oben zugegeben haben (vgl. Kap. 2), so war uns doch eine dauernde gegenseitige Unabhängigkeit dieser beiden Bestandteile des Kerngerüsts absolut unwahrscheinlich. Ich habe mich (TISCHLER 1908) gleichfalls scharf gegen die Realität der „Perlstrukturen" ausgesprochen und finde auch heute, unter dem Eindruck der neueren Erfahrungen in der Erblichkeitsforschung (s. Kap. 9d) noch keine Veranlassung, ins gegnerische Lager überzugehen[2]). Denn wir dürfen doch nie vergessen, daß die Grundlage der ganzen Strukturbeschreibung eine Kritik schwerlich aushält, seitdem wir durch A. FISCHER (1899) und BERG (1903, 1905) wissen, wie ähnliche „Granula", „Gerinnsel" oder „Hohlkugeln" durch unsere Fixierungsflüssigkeiten aus den Kolloiden herausgefällt werden.

[1]) JANSSENS und DUMEZ (1903) ziehen jedoch die Tatsächlichkeit der Beobachtungen in Zweifel. — Der Name Chromomeren stammt von FOL (1891).

[2]) In neueren Lehrbüchern der Erblichkeitsforschung oder Cytologie wird zwar immer wieder auf die Arbeit von WENRICH (1916) hingewiesen, wonach bei einem Insekt, nämlich *Phrynotettix*, sich nach genauer Untersuchung bestimmte „Chromomeren" als dunklere Mittelpunkte innerhalb des „Linins" jedesmal identificieren ließen (s. z. B. MORGAN 1919, S. 110, SHARP 1921, S. 156, 162, 392 usw.). Gerade die exakten Zeichnungen WENRICHs zeigen indes große Unterschiede gegenüber der Auflösung eines Chromosoms in eine Art „Perlenkette". An kleinere Abschnitte innerhalb eines Chromosoms mit Individualitätswert glauben auch wir (vgl. Kap. 9). Darum muß doppelt geprüft werden, ob die in pflanzlichen Zellen bisher beobachteten Strukturen unserem Postulat entsprechen. Insbesondere fehlt noch der Nachweis der Zahlenkonstanz der „Körnchen".

Zudem beobachten wir genannte Bilder ganz vorübergehend. Sowie die Verkürzung und Verdichtung der Chromosomen zugenommen haben, sieht man meist nichts mehr von ihnen.

Vielleicht mag bei der Konstitution der Kernsegmente in der Tat einmal eine schraubige Drehung um ihre Achse eine Rolle spielen. Auch dabei könnte das Chromosom aus dunkleren und helleren Partien zusammengesetzt erscheinen. Schon BARANETZKY (1880) machte auf diese „Schraubenwindungen" aufmerksam, DĚBSKI (1897, S. 233) beschrieb sie z. B. für *Chara*, und Frl. BONNEVIE (1908a, 1911, 1913) legte ihnen großen Wert bei. Eine allgemeine Notwendigkeit für sie, wie sie VEJDOVSKY (1907, 1912) fordert, ist indes sicherlich nicht vorhanden, und eine Extrabezeichnung („Chromonema" 1912, S. 130ff.) ist infolgedessen m. E. überflüssig (s. a. SHARP 1921, S. 151).

Wir fragten oben als dritte Frage: Existiert, wenigstens zeitweise ein „continuierliches Band", ein Spirem in FLEMMINGs Sinne, dadurch daß die Chromosomen sich mit ihren Enden verkleben und dabei eine gesetzmäßige Lage innerhalb des Kerns einnehmen? Die ersten Untersucher waren davon überzeugt (STRASBURGER 1880a, 1882b, 1884b, FLEMMING 1882, HEUSER 1884, BERNIMOULIN 1884, GUIGNARD 1884, 1885a usw.), denn sie waren zufällig an Pflanzen gekommen, welche besonders lange Chromosomen besaßen, so daß hier aus rein mechanischen Gründen eine gegenseitige Berührung notwendig war. Und so ist es wohl nicht zu verwundern, wenn auch später immer noch Daten für ein continuierliches Spirem auftauchen (z. B. NĚMEC 1899c und HOTTES 1901), ja selbst noch der gedankenreiche und kritische GURWITSCH (1904) es generell forderte. Aber doch war zu dieser Zeit eigentlich bereits das Gegenteil bewiesen. Schon STRASBURGER (1888) hatte die Meinung ausgesprochen, daß die Chromosomen wenigstens getrennt angelegt würden, nachdem für tierische Zellen RABL (1885) mit der Opposition gegen die herrschende Lehre begonnen hatte. Ein radikaler Umschwung in der communis opinio trat jedoch erst ein, als VAN WISSELINGH (1899), ANDREWS (1901), GRÉGOIRE und WYGAERTS (1903a und b), SYPKENS (1904), MARTINS MANO (1904), GRÉGOIRE (1906) usw. sich für die Discontinuität des Spirembandes eingesetzt hatten. Eine Entscheidung in allen Fällen läßt sich in diesem Sinne indes nicht erbringen, was auch LUNDEGÅRDH (1913a) zugeben muß. „Nach verschiedenem zu urteilen, scheint die Vorstellung von einer getrennten Ausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Gerüstwerk am wahrscheinlichsten zu sein"; höchstens kann sekundär eine lose Verknüpfung stattfinden. Wir selbst wollen gleichfalls das continuierliche Spirem ablehnen, müssen aber bei der Reduktionsteilung (Kap. 6) nochmals auf die Frage zurückkommen (vgl. auch SHARP 1921, S. 154)[1]. Und wir dürfen schon jetzt nicht verschweigen, daß ein so kritischer Autor wie BRÜEL (1915, S. 840) für die tierische Zelle zwar im allgemeinen unseren Standpunkt teilt, aber doch auch meint, daß sich gewisse Bilder nur im Sinne eines continuierlichen Bandes deuten ließen. Es wäre sehr zwecklos, wenn wir im einzelnen die neueren Autoren auf ihren Standpunkt durch-

---

[1] „The chromosomes in the prophase may form a more or less continuous spireme, but it is becoming increasingly apparent that this is not a universal phenomenon." Jede scheinbare Kontinuität des Spirems hätte nur „secondary importance".

gingen, sehen wir doch, daß für ein und dieselbe Pflanze, wie die oft untersuchte *Vicia Faba*, einige Forscher für ein continuierliches, andere für ein discontinuierliches Spirem eintreten. Denn vereinzelt verstummen bis in die neuere Zeit hinein nicht die Anhänger der ersteren Lehre (z. B. FRASER und SNELL 1911, GATES 1911b, GRAHAM 1913, LEVINE 1916). Und andere wie CH. E. ALLEN (1912) wollen einer Parteinahme ausweichen.

Eine bestimmte Stellung der Chromosomen in den Prophasen der Mitose könnte aber nicht nur durch die Rücksicht auf die Nachbarchromosomen festgelegt sein, sondern auch unter dem Eindruck besonderer „dynamischer" Wirkungen erfolgen, die äußerlich an magnetische erinnern. Wir meinen die Erscheinungen, wonach gewisse Kerne wie „polarisiert" aussehen. RABL (1885) stellte die Lehre auf, daß z. B. bei den Kernen der Epidermis von *Salamandra* die hier schleifenförmig ausgebildeten Chromosomen alle ihre Schleifen nach einer bestimmten Stelle der Kernmembran orientiert haben, und daß sich an dieser Stelle ein „Polfeld" befindet. Man würde es noch verstehen können, wenn hier ein besonderes Organ läge, wie es das Centrosom in der tierischen Zelle ist. Aber das fehlt ja bei den höheren Pflanzen. Der Grund für eine derartige polare Orientierung ist uns also völlig unklar. Aber hier und da (durchaus nicht immer) haben wir in der Tat auch bei den Blütenpflanzen eine bestimmt gerichtete Orientierung der Chromosomen. STRASBURGER (1888, S. 60ff.) brachte bereits solche Angaben und seitdem finden sie sich immer wieder einmal ein (vgl. auch Fig. 196a).

Eine prinzipielle Bedeutung scheinen sie mir nicht zu haben und mit der von GIESENHAGEN (1905) geforderten Polarität des Kernbaus haben sie nichts zu tun. Daß die Orientierung, wo sie überhaupt in Erscheinung tritt, in keiner Beziehung zur Achse der Teilungsfigur steht, sah schon NĚMEC (1900); vgl. auch LUNDEGÅRDH (1912a, S. 423—426). Und gar die „Chromatinknoten", welche BONNEVIE (1911) beschrieb, sind schon aus dem Grunde für eine Richtung der Chromosomen nicht heranzuziehen, weil es sich bei ihnen nur um Kunstprodukte handelt (v. SCHUSTOW 1913, GRÉGOIRE 1913, LUNDEGÅRDH 1913a usw.).

Haben wir uns bis jetzt mit den Bestandteilen des Kerngerüstes in den Prophasen der Mitose beschäftigt, so müssen wir uns nunmehr dem Verhalten der sogenannten „Kernspindel" zuwenden. Wir hörten ja schon, daß wir im Leben nur einen homogenen Raum, ohne irgendwelche Differenzierungen von Streifen und Fasern, wahrnehmen[1]). Und so können wir, wenn wir nicht überhaupt ein Strukturstudium aufgeben sollen, nur mit Fixierungsmitteln hier weiterkommen. Da wird uns aber sofort die Tatsache stutzig machen, daß die Spindel bei schlechten Fixierungen oft viel „schöner" aussieht als bei guten[2]).

Wir entsinnen uns, daß die „Spindelsubstanz" bei den niederen Pflanzen sowohl intra- wie (seltener) extranucleär ihren Ursprung nehmen konnte. Bei den höheren Pflanzen finden wir im allgemeinen den zweiten

[1]) Ob überhaupt jemand bisher im Leben tatsächlich Fasern gesehen hat, ist mir zweifelhaft. Wo es der Fall zu sein scheint, wie bei DE WILDEMAN (1891b) oder DARLING (1912), kann es sich um beginnende nekrotische Phänomene handeln.

[2]) Schon W. v. WASIELEWSKI (1899) wies darauf hin, daß z. B. Chromsäure-Platinchlorid (Merkel) im übrigen brillant fixiert, aber die Spindelfasern fast gar nicht dabei auftreten.

Modus verwirklicht. Anfangs wurde die Frage mit ziemlicher Leidenschaft diskutiert. Denn ZACHARIAS (1881a, 1887a, 1888c), ZALEWSKI (1882), FLEMMING (1882, 1891a), CARNOY (1884) u. a. wollten durchaus mit intranucleären Stoffen auskommen. STRASBURGER (1882b, 1888 usw.: s. die histor. Darstellung 1906) war der Führer der Gegenpartei, und es gelang ihm und seinen Anhängern (JURÁNYI 1882b, TANGL 1882, GUIGNARD 1885a, WENT 1887 usw. usw.), den extranucleären Ursprung sicher zu stellen, besonders nachdem VAN BENEDEN (1883) zur „Mittelstraße" gemahnt hatte.

So sind wir jetzt mit Recht davon überzeugt, daß sowohl cyto- wie karyoplasmatische Lokalisierung der Spindelsubstanz anzunehmen ist. Damit haben wir aber noch kein causales Moment berührt und wir wollen im nächsten Abschnitt (Kap. 5f) darauf zurückkommen.

In dem Fall eines cytoplasmatischen „Ursprungs" der Spindel bemerkt man zunächst eine dichtere Ansammlung um den Kern, in der sich bald fädige Differenzierungen, allerdings meist noch ohne feste Richtung, bemerkbar machen (NĚMEC 1899c, GRÉGOIRE 1906, LUNDEGÅRDH 1913a usw.). Sie nehmen dann an Masse und Länge zu und werden bald eine dicentrische Anordnung zeigen, d. h. sie stellen sich so, als wenn sie von zwei entgegengesetzt orientierten Polen ausgingen. Doch darf man auf diese Polaritätsäußerung nicht zuviel Gewicht legen, da sie bei der heterotypen Teilung (Kap. 6c) meist erst recht spät sich bemerkbar macht und auch zahlreiche Fälle der typischen Mitose vorhanden sind, bei denen solche Centrierung nicht sogleich oder überhaupt niemals sich einfindet. Wir sprechen darüber sofort weiter unten. STRASBURGER (1900a, S. 118) unterschied dabei „multipolar diarche" von „multipolar polyarchen" und „apolaren", je nachdem ob eine anfängliche Centrierung auf viele oder auf gar keinen Pol da war und in ersterem Falle, ob sich eine Tendenz bemerkbar machte, die „vielen Pole" zugunsten von zweien aufzugeben oder nicht.



Fig. 200. *Allium Cepa.* Faserig gestreifte „Polkappen" am Zellkern; die Chromosomen fertig differenziert. (Nach GRÉGOIRE.)

Zwischen der dichteren Ansammlung um den Kern und der Kernwandung bemerkt man nun die Ausscheidung einer besonderen hyalinen Masse (s. schon ROSEN 1896), des sogenannten „Periplasts" (NĚMEC 1899a, c, 1900), die sich in den Richtungen, an denen später die Spindelpole liegen, mehr anhäuft als in den anderen. So entstehen die sogenannten „Polkappen" (HOF 1898; s. a. J. H. SCHAFFNER 1898 und FULLMER 1898). Im Leben sind sie gleichfalls völlig strukturlos (LUNDEGÅRDH 1910b, 1912d), im fixierten Zustand weisen sie meist

schon geordnete Streifensysteme auf, die von einem außerhalb gelegenen „Pol“ nach dem Kern zu verlaufen (Fig. 200). Sie sind fast immer vorhanden, so daß Literaturnachweise für sie sich erübrigen, aber sie können doch auch fehlen (so bei *Chara* nach DĚBSKI (1897), bei *Equisetum* nach NĚMEC (1900).

An der Stelle, an der die Polkappen an den Kern ansetzen, beginnt die erste deutliche Auflösung der Kernmembran, und es scheinen nun die „Fäden“ in den Kernraum einzudringen und nach den Chromosomen hin sich zu erweitern.

Der Raum aber, den die Polkappen einnehmen, ist nicht von vornherein als „gegeben“ anzusehen, denn er ließ sich durch Außenfaktoren verändern. NĚMEC (1899a) gelang es nämlich, ihn durch Chloroformieren oder Plasmolysieren der Objekte zu beeinflussen (vgl. a. 1910a). Der sonst ellipsoidische Raum wurde dabei kugelförmig, und gewisse „laterale Kräfte“ schienen hier außer Wirksamkeit gesetzt.



Fig. 201. *Drosera rotundifolia.* Langgestreckte ältere Wurzelzelle in Teilung. Spindel aus räumlichen Gründen nicht bipolar centriert. (Nach ROSENBERG.)



Fig. 202. *Leucojum aestivum.* Spindel aus dem Endosperm, beiderseits in sehr dünne Zipfel ausgezogen. (Nach BUSCALIONI.)

Räumliche Gründe dürften es auch sein, durch welche die sogenannten „stumpfen“ multipolaren Spindeln zustande kommen, in denen die Fasern dauernd convergent bleiben oder doch nur sehr schwach zueinander divergieren (Fig. 201). Es handelt sich jedenfalls um Platzmangel für eine volle und „normale“ Entwicklung der Spindel. Ein Vergleich mit benachbarten Zellen erlaubt diesen Grund meist völlig sicher zu stellen (s. z. B. STRASBURGER 1888 für das Endosperm von *Dictamnus*, vgl. auch 1900a, S. 120, DĚBSKI 1897, S. 237 für *Chara*, IKENO 1898b, 1901b für die Zygote von *Gingko*, NĚMEC 1899c, S. 324, 1899d, S. 215, ROSENBERG 1899, S. 9, DENSMOORE 1908 usw. usw.).

Ja die Existenz eines intracellularen Parasiten kann bereits genügen, die Wirkungssphäre des Wirtszellkerns so einzuengen, daß eine Spindel mit fast völliger Parallelität ihrer Fasern resultiert (so BALLY 1911, S. 129—130) für *Solanum tuberosum* inficiert von *Chrysophlyctis.*

Den diametralen Gegensatz dazu haben wir in jenen Spindeln, die in eine ganz feine und auffallend lange Spitze ausgezogen sind (Fig. 202 nach BUSCALIONI 1898a). Auch können sie noch besonders gekrümmt oder gebogen sein. Hier sind wohl die Enden der Spindeln irgendwie im Plasmoderma fixiert, wie wir das für die Aufhängungsfasern des ruhenden Kerns oben (S. 7) kennen lernten. Bei einem Wachstum der Zelle aber kann es dann zu eigenartigen Drehungen und Verbiegungen

der Fäden kommen, umsomehr, wenn damit Bewegungen der Teile innerhalb der Spindelfigur selbst verknüpft sind.

Von Interesse sind auch jene Fälle, in denen der eine Pol zwar scharf zugespitzt, der andere aber dafür ganz stumpf ist. Hier ist die



Fig. 203. *Picea excelsa.* Teilung des Centralkerns im Archegon bei der Bildung der Bauch-Kanalzelle. Die beiden Spindelpole sind völlig different entwickelt. Man achte auch auf die Verschiedenheiten in der Form der Tochterkerne. Vergr. 500. (Nach MIYAKE.)

räumliche Behinderung besonders klar zu erweisen. Schöne Bilder hierfür lassen sich in den Centralzellen der Archegonien vieler Gymnospermen auffinden, die sich zur Bildung der Bauchkanalzelle und der Eizelle rüsten (Fig. 203); s. z. B. IKENO (1898b) für *Cycas*, BLACKMAN (1898) für *Pinus*, MURRILL (1900) für *Tsuga*, MIYAKE (1903a u. b) für *Picea* und *Abies*, MIYAKE und YASUI (1911) für *Pseudolarix*. Und ebenso (Figur 204) kann die stumpfe Spindelseite ausgesprochen multipolar, die spitze auf einen Punkt centriert sein. Bei *Juniperus communis* (NORÉN 1907) war es von Interesse, daß an dieser Seite selbst eine größere Cytoplasmaansammlung sich einfinden konnte, von der eine „Polstrahlung" ausging. Die älteren Forscher hätten gewiß hier schöne „Centrosomen" zu sehen geglaubt.

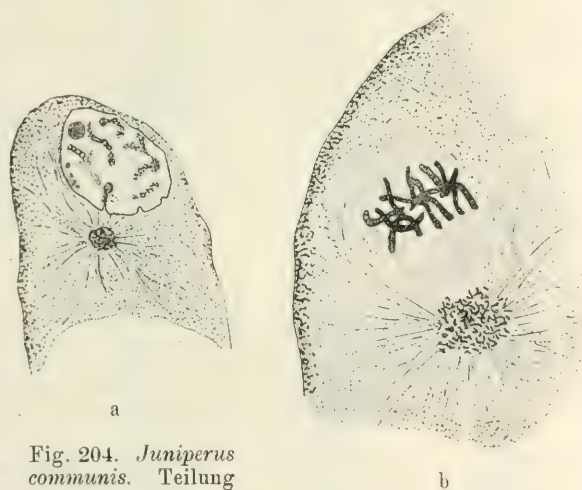


Fig. 204. *Juniperus communis.* Teilung des Centralkerns im Archegon. Der eine Pol mündet in eine besonders dichte Cytoplasmaansammlung, an der anderen Seite ist ausgesprochene Multipolarität. Vergr. 1040. (Nach NORÉN.)

Ganz ähnlich kann bei der Teilung des Kerns im jungen Pollenkorn sich eine Spindelfigur ergeben, die sich durchaus unsymmetrisch ausbildet (z. B. WIEGAND 1899, DUGGAR 1900, GAGER 1902, COKER 1902, FERGUSON 1904, WYLIE 1904, LUBIMENKO und MAIGE 1907,

Strasburger 1908b, S. 524, Friemann 1910, Wefelscheid 1911, Frisendahl 1912, H. Schneider 1913a, Heusser 1915, Schoch 1920). Auch Übergänge von intra- zu extranucleär angelegten Spindeln kommen dabei unter Umständen vor. Die Asymmetrie erstreckt sich sogar auf das „Material", das zu ihrer ersten Anlage benutzt wurde (Fig. 205). Man sieht dann deutlich die „unipolare" Entstehung außerhalb des Kerns. Miß Ferguson (1901a, 1904) beschrieb solches sehr schön für die Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn von *Pinus*. Wir sehen in Fig. 205a die „unipolare" Spindelanlage, in b das Eindringen ihrer

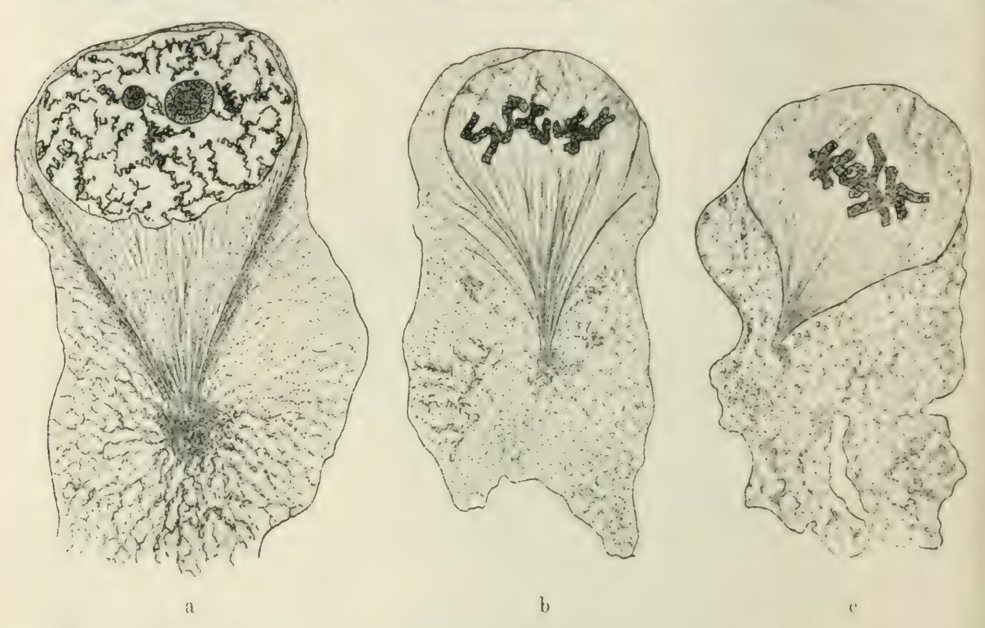


Fig. 205. *Pinus Strobus*. a der generative Kern in früher Prophase; die Spindel unipolar angelegt. b die Chromosomen haben sich differenziert und sind von einer Seite mit der Spindel in Berührung getreten. An der gegenüberliegenden Seite ist die Kernwand noch intakt. c Trotz dauernd intakter Kernwand haben sich intranucleär hier mehrere Spindelpole angelegt. Vergr. 850. (Nach Ferguson.)

„Fasern" in den Kern, in c endlich bei intakter Kernwand auch an dem entgegengesetzten Ende das Auftreten von Spindelpolen. Diese müssen hier intranucleär bleiben, da die Kernmembran unmittelbar mit dem Plasmoderma in Berührung war.

So ist's nur noch ein Schritt weiter, und wir haben auch rein intranucleäre Spindeln. Gleich bei der Teilung im jungen Pollenkorn finden wir solche (Webber 1897a, 1901 für *Zamia*, Ikeno 1898b für *Cycas*, Coker 1903b für *Taxodium*, Land 1907 für *Ephedra*, Lubimenko und Maige 1907 für *Nymphaea*, Saxton 1909a für *Pinus*, G. Nichols 1910 für *Juniperus* usw.). Ferner sind sie in den jungen Zygoten vieler Gymnospermen zu sehen (Woycicki 1899 für *Larix*[1]),

[1]) Hier soll nur ein kleiner Teil des Karyoplasma sich an der Spindelbildung beteiligen, immer noch eine breite Zone mit deutlich spumoidem Bau ringsherum vorhanden sein (vgl. auch die Verhältnisse bei gewissen Phaeophyceen oben S. 282 und Fig. 171).

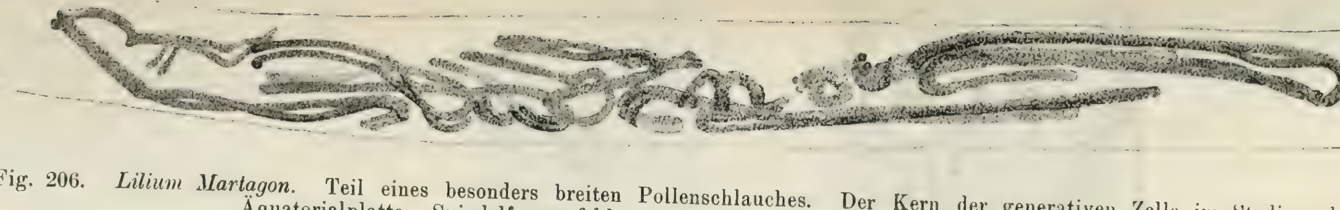
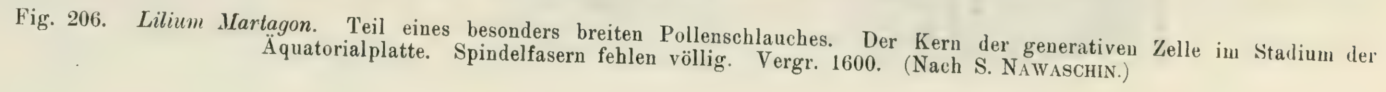


Fig. 206. *Lilium Martagon.* Teil eines besonders breiten Pollenschlauches. Der Kern der generativen Zelle im Stadium der Äquatorialplatte. Spindelfasern fehlen völlig. Vergr. 1600. (Nach S. NAWASCHIN.)



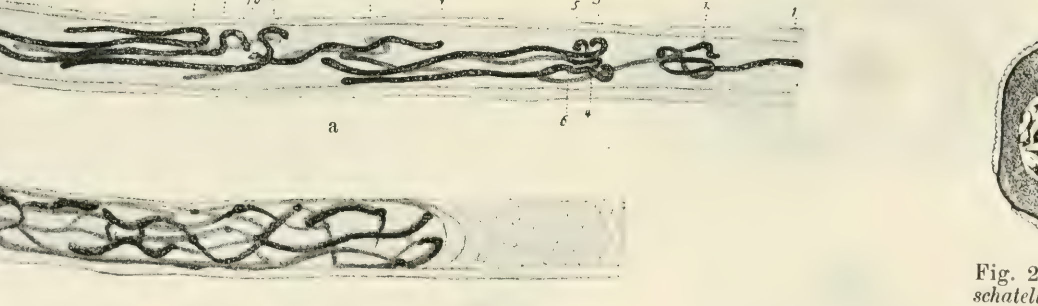


Fig. 207. *Lilium Martagon.* Wie vorige. a Mitose in Anaphase, die 12 Chromosomen deutlich ohne Spindelfasern hintereinander gelagert. b Teilung fast beendet, nur ein Teil des Kerns sichtbar. Das zugehörige Cytoplasma bereits wieder spumoid. a Vergr. 1000. b Vergr. ca. 1700. (Nach S. NAWASCHIN.)

Fig. 208. *Adoxa moschatellina.* Teilung der generativen Zelle innerhalb des Pollenkorns. Das gesamte Cytoplasma wird bei der Spindelbildung verbraucht. Vergr. 1350. (Nach LAGERBERG.)

Murrill 1900 für *Tsuga*, Ferguson 1901b, 1904 für *Pinus*, Land 1902 für *Thuja*, Coulter und Chamberlain 1903b für *Zamia*, Norén 1907 für *Juniperus*, Miyake 1911 für *Cunninghamia*, Saxton 1913a für *Actinostrobus*, Eames 1913 für *Agathis*, Sinnott 1913 für *Podocarpus* usw.). Vereinzelt kommen intranucleäre Spindeln auch in anderen Geweben vor, Strasburger sah sie z. B. (1900a) in den Zellen junger Antheren und im Nucellus von *Lilium*, aber auch im

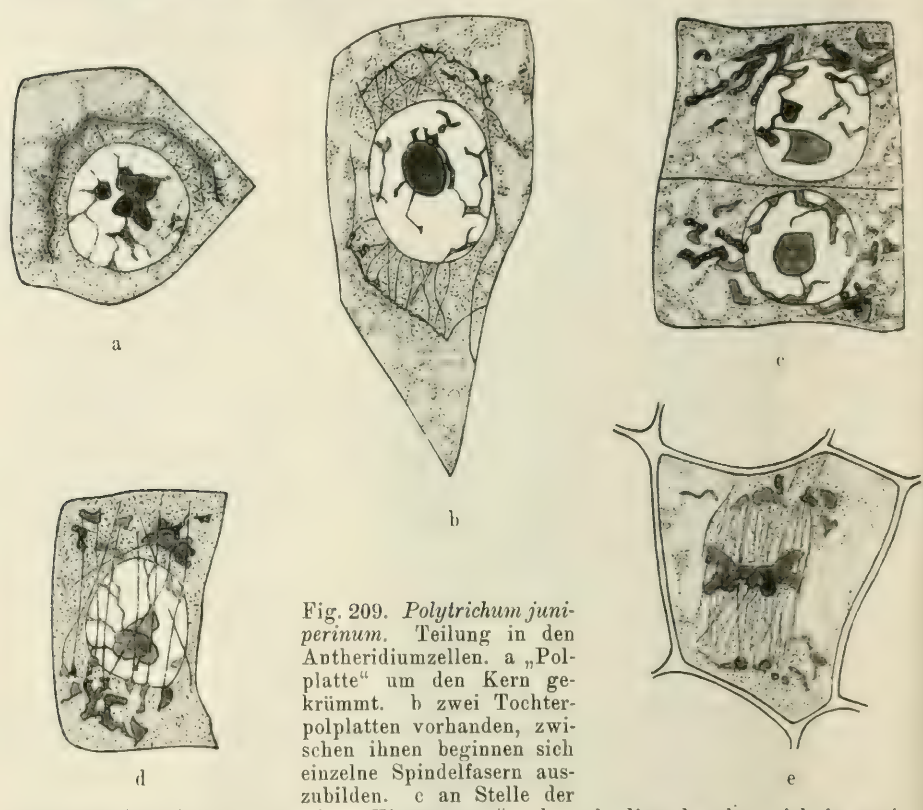


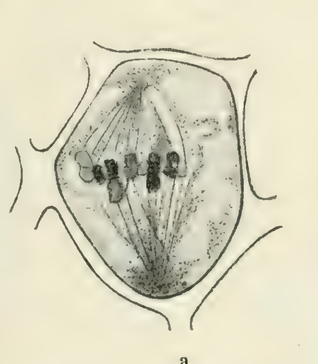
Fig. 209. *Polytrichum juniperinum*. Teilung in den Antheridiumzellen. a „Polplatte" um den Kern gekrümmt. b zwei Tochterpolplatten vorhanden, zwischen ihnen beginnen sich einzelne Spindelfasern auszubilden. c an Stelle der Polplatten befinden sich einzelne „Kinetosomen". d auch diese begeben sich in zwei Gruppen und lassen zwischen sich die Spindelfasern entstehen. e Äquatorialplatten-Stadium. Vergr. ca. 3800. (Nach Ch. E. Allen.)

Stammvegetationspunkt von *Viscum*, und Rosenberg (1901b) ausnahmsweise in den Wurzelspitzen von *Zostera*.

Es sind uns sogar Fälle bekannt, in denen bei offenbar zu geringem Vorhandensein von Cytoplasma sich überhaupt keine Spindel ausgebildet hat. Aus irgendeinem Grunde hat auch hier das Karyoplasma nicht genügt. Es handelt sich dabei um besonders „räumlich beeinflußte Mitosen". Denn die Zelle ist so schmal, daß die Chromosomen nicht nebeneinander in einer Äquatorialplatte Platz haben, sondern sich sämtlich hintereinander lagern müssen. Das ist, soweit mir bekannt ist, nur bei den Kernteilungen der Fall, die sich in manchen Pollenschläuchen abspielen (Fig. 206, 207; S. Nawaschin 1909, Welsford 1914). Andere generative Zellen können sich dagegen,

trotz ihrer geringen Mengen von Eigenplasma, so umformen, daß das ganze Cytoplasma zur Spindelbildung Verwendung findet (LAGERBERG 1909 für *Adoxa*, s. Fig. 208, ferner WEFELSCHEID 1911 für *Asclepias*, FRISENDAHL 1912 für *Myricaria* und andere).

An sich wird im großen und ganzen die Spindelbildung bei allen höheren Pflanzen, die Characeen einbegriffen, ähnlich beschrieben. Allein bei den Teilungen in den Antheridialzellen von *Polytrichum* und wohl auch anderen Moosen hat CH. E. ALLEN (1912, S. 131 ff.) einige Besonderheiten gesehen, die kurze Erwähnung verdienen. Er bemerkte nämlich, daß hier vor Teilungsbeginn im Cytoplasma eine „distinctly-outlined, dark staining substance“ auftrat, und zwar zunächst in einer unregelmäßig verlaufenden „Polplatte“ (Fig. 209 a), die sich halbmondförmig um den Kern legte. Dann teilte sie sich in zwei und beide bewegten sich von einander. Zu gleicher Zeit sieht man auch schon einzelne Spindelfasern von ihnen nach dem Kern zu verlaufen (b). In den späteren Zellgenerationen sind die Polplatten meist durch eine Gruppe von „Kinetosomen“ vertreten (c), die sich in zwei Gruppen teilen und Fasern zwischen sich entstehen lassen (d). Irgendwelche Beziehung zu Centrosomen lehnt CH. E. ALLEN völlig ab. (Man erinnere sich aber an die neuen Angaben, die wir auf S. 306) streiften.) Die Spindel wird auf diese Weise sehr breit — apolar — angelegt. Bei der späteren Differenzierung der Spindel unterscheidet CH. E. ALLEN noch „Verbindungs“- und „Mantel“fasern, außerdem münden zahlreiche Fasern (Fig. 210) frei ins Cytoplasma aus. Ich möchte glauben, daß die Sonderstellung dieser Spindelentstehung weniger groß ist als es zunächst den Anschein hat. Denn wenn wir die einzelnen „Kinetosomen“ als Plastiden auffassen, so könnten wir die Spindelbildung bei *Polytrichum* an jene Fälle anschließen, für die wir gleichfalls bei den Moosen Beispiele haben (*Anthoceros* STRASBURGER 1880 a, S. 346, VAN HOOK 1900, NĚMEC 1910 a usw.), bei denen die Spindel zwischen Chloroplasten ausgespannt ist. Prinzipiell ist es jedenfalls gleichgültig, ob die Spindel in Plastiden oder wie oben (Fig. 202) im Plasmoderma, oder endlich „frei“ im Cytoplasma „verankert“ ist.



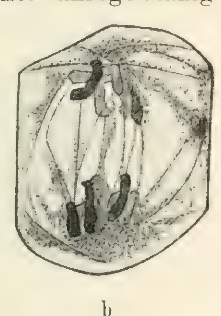


Fig. 210. *Polytrichum juniperinum*. Spermatid-Mutterzelle in Teilung. a Meta-, b Anaphase. Man sieht einzelne Fasern frei ins Cytoplasma ausstrahlen. Vergr. ca. 3800. (Nach CH. E. ALLEN.)

Und da in den erstgenannten Fällen der sichtbare Beginn der Spindelbildung scheinbar ganz unabhängig vom Kerne sich einfindet, so dürfen wir uns keinesfalls wundern, wenn wir das gleiche auch sonst als seltene Ausnahme antreffen. DENKE (1902) beschrieb das für die Sporenbildung von *Selaginella*. Der Kern rückte hier nämlich vor Beginn der Mitose an eine Zellwand, und in dem Teil, in dem er vorher gelegen hatte, traten jetzt die ersten Fasern auf. Erst nachträglich wurde der

Kern in sie einbezogen. Ähnliches sah STRASBURGER (1907a) für *Marsilia* (Fig. 211). In beiden Fällen handelt es sich eigentlich um den Beginn der heterotypen Teilung (s. Kap. 6). Wir haben aber auch diese Ausnahmen hier schon erwähnt, um Zusammengehöriges nicht auseinander zu reißen. Und es sei besonders betont, daß selbst solche Fälle natürlich eine wirkliche Beteiligung des Kerns nicht ausschließen, da Ausscheidungen von ihm ins Cytoplasma hinein in gewohnter Weise vor sich gehen könnten. Näheres darüber werden wir im nächsten Abschnitt (Kap. 5f) hören. —

Wir sind bei unserer Behandlung der Spindelanlage so von den Prophasen bis in die Meta- ja Anaphasen der Teilung hineingekommen und wir haben damit am besten den Zusammenhang in der Darstellung zu wahren geglaubt. Auch jetzt noch wollen wir eine kurze Zeit bei der fertigen Spindelfigur verweilen, um dann nachher die Chromosomenschicksale während des Restes der Kernteilung leichter übersehen zu können.



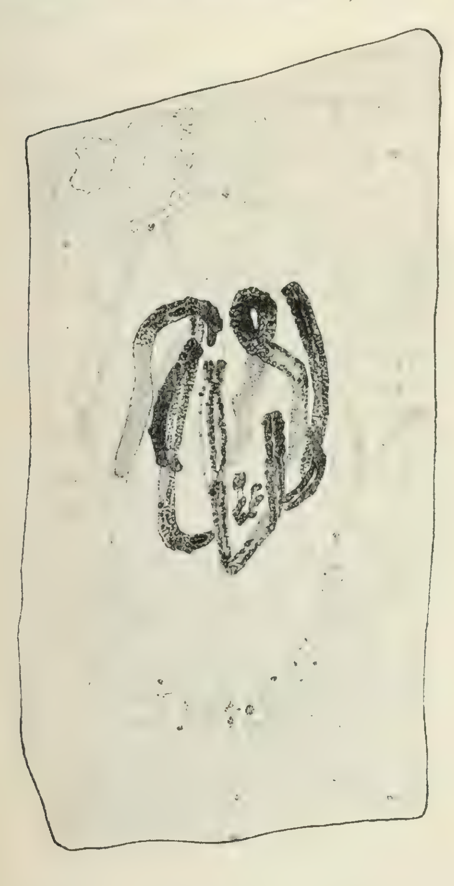
Fig. 211. *Marsilia elata.* Makrosporen-Mutterzelle. Beginn der Spindelanlage. Vergr. 1600. (Nach STRASBURGER.)

Anfänglich wollten STRASBURGER (1880a, 1882b, 1884b, 1888) und FLEMMING (1882) die Spindelfasern alle von Pol zu Pol durchlaufen lassen. Aber BERTHOLD (1886, S. 201) wies nach, daß sie „jedenfalls zum größten Teil die Mitte der Kernfigur nicht durchsetzen, sondern hier endigen". Hätte man die „Halbspindeln" von *Chlorogonium* und den Ascomyceten damals schon gekannt (vgl. oben S. 264 und 290), so wäre die erstere Möglichkeit nie in so „naiver" Weise allein ins Auge gefaßt worden.

An entsprechend fixierten und gefärbten Präparaten ist es in der Tat leicht zu sehen, daß die Fasern einzeln oder „büschelförmig" an den Chromosomen ansetzen (Fig. 212). Aber man sieht, daß bei „guter Fixierung" die Zahl der Fasern außerordentlich gering (a), ja fast fehlend (b) ist. Neben solchen bis zu den Chromosomen verlaufenden Fasern wurden von einer Anzahl von Forschern, auch in den letzten Jahrzehnten, die bereits bei CH. E. ALLENS Schilderung der *Polytrichum*-Mitosen erwähnten „Mantelfasern" beschrieben. Darunter verstand man Fasern, welche die anderen von außen gleichsam wie ein Mantel einhüllten (KAISER 1896, NĚMEC 1898b, 1899c, S. 324, MAC COMB 1900, TIMBERLAKE 1900). Doch haben sich andere von ihrer Realität nicht zu überzeugen vermocht (STRASBURGER 1900a). Aber wir haben eine Konfusion wohl auch deshalb, weil die Autoren die Nomenklatur nicht einheitlich anwandten. Denn einige Forscher, die an eine von Pol zu Pol durchgehende „Centralspindel" glauben, haben gerade die um diese herumliegenden Fasern als Mantelfasern bezeichnet (so KARPOFF 1909, SHARP 1921, S. 145)[1]), und diese sollen es gerade sein, welche an die Chromosomen ansetzen.

[1]) Während BONNEVIE (1910) sie z. B. nur „Zugfasern" nennt. Die ältere, namentlich zoologische Literatur siehe bei A. ZIMMERMANN 1896, S. 59.

Wenn wir auf die Mechanik der Mitose eingehen (Kap. 5f), werden wir die „Bedeutung“ dieser Fasersorten durchzunehmen haben. Vorläufig möchte ich nachdrücklich immer wieder betonen, daß alle Beschreibungen nur sehr relativen Wert haben, da sie nur bei bestimmter Fixierung sich



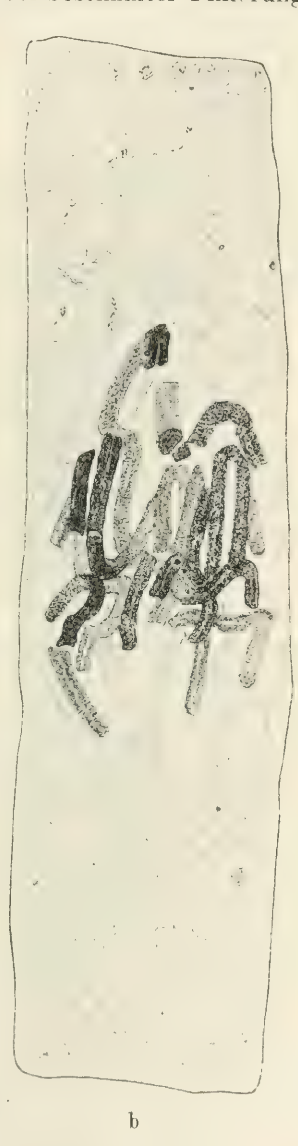


Fig. 212. *Allium Cepa.* Ansetzen der Spindelfasern an die Chromosomen. a unmittelbar nach der Auflösung der Kernwand sehr deutliche aber spärliche Fasern in der hyalinen Spindelsubstanz. b etwas späteres Stadium; die Fasern sind undeutlicher, auch ist die Spindelsubstanz unscharf abgegrenzt. (FLEMMING-Fixierung.) Vergr. ca. 3000. (Nach LUNDEGÅRDH.)

in bestimmter Weise ausprägen. Darum ist es auch fast selbstverständlich, daß die einzelnen Autoren betreffs der „Figur“ der Kernspindel sich so wenig einig sind. Und doch speziell die Anheftungsweise der Fasern an den Chromosomen kann Typisches bedeuten. Denn wir sehen, wie diese in einzelnen Fällen genau in der Mitte, in anderen exzentrisch, in wieder anderen genau an den Enden „erfaßt“ werden. Alle Einzel-

heiten würden uns indes nur mit einem Ballast von Detailwissen belasten, und ich will daher völlig darauf verzichten, sie wiederzugeben.

Die Grundvoraussetzung für ein Angreifen der plasmatisch entstandenen Spindelfasern an die im Innern des Kerns gelegenen Chromosomen ist natürlich die Auflösung der Kernmembram. Daß diese nicht auf einmal erfolgt, hörten wir bereits, als wir von der Anlage der Polkappen sprachen. Ist einmal die ganze Kernwand verschwunden, so muß die karyoplasmatische „Selbständigkeit“ aufhören, und als sichtbarsten Ausdruck davon beobachten wir die allmähliche Auflösung der Nucleolen. Der ökologische Zweck liegt ja auf der Hand. Wir waren oben (S. 83) zu der Überzeugung gekommen, daß wir in ihnen Reservesubstanzen aufgespeichert haben. Und diese werden eben jetzt, in den Zeiten des stärksten Stoffwechsels, verbraucht. Sind viele und kleinere Nucleolen vorhanden, so lösen sich diese schneller als einzelne größere. Ja sehr große Nucleolen können sich „pseudokaryosomatisch“ teilen (vgl. S. 275), bevor sie gelöst werden.

Die Nucleolen des ruhenden Kernes pflegen oft Kugelform zu haben, die in den Prophasen des sich teilenden dagegen sind sicher weit öfter amöboid, als man meist denkt. Das beschrieb LUNDEGÅRDH (1910b, 1912d) nach Beobachtungen im Leben (s. oben S. 77), das sahen aber gleichfalls am lebenden Material bereits ZACHARIAS (1885 für *Chara*) und BERTHOLD (1886 für *Equisetum*). Und das ist wiederholt an gut fixierten Objekten wahrgenommen (z. B. DĚBSKI 1897, SHEPPARD 1909, LIEHR 1916, S. 202). Und wenn es nicht noch öfter der Fall ist, so sind einmal die Fixierungsmittel schuld, welche ein Abrunden der Nucleolen begünstigen, dann aber auch wurden oft wohl nur unrichtige Deutungen ausgesprochen. So sind die Hinweise auf Nucleolen-„sprossung“, freilich meist bei der heterotypen Teilung, und Abgabe bestimmter Teile nach außen sicherlich einfach auf amöboide Stadien zurückzuführen (CAVARA 1902, CARDIFF 1906, DARLING 1909, LAGERBERG 1909, DIGBY 1912, N. E. STEVENS 1912b, SAKAMURA 1914 usw.).

Sehr mannigfache Daten scheinen dafür vorzuliegen, daß die Kernkörperchen in diesem Stadium der Kernteilung einen engen morphologischen Zusammenhang mit den Chromosomen aufweisen können (vgl. für *Microspora* u. a. oben S. 280). FLEMMING (1882), JURÁNYI (1882b), HEUSER (1884), STRASBURGER (1884b, 1888, 1895, 1905c, 1913 usw.), WENT (1887), FARMER (1895a, c), A. ZIMMERMANN (1896, S. 68), MIYAKE (1905), SCHÜRHOFF (1918a) und alle die Autoren, die einen Chromatingehalt der Nucleolen annehmen (vgl. oben S. 52), stehen einer mehr oder weniger „direkten“ Ernährung der Chromosomen durch die sich lösende Nucleolarsubstanz sympathisch gegenüber. Und auch wir sind davon überzeugt, daß eine Beteiligung der Nucleolen in irgend einer Form an der Chromatinvermehrung nicht von der Hand zu weisen ist. Jedoch wollen wir entgegen manchen besonders „optimistischen“ Autoren es völlig ablehnen, genaueres über die Art der Beteiligung auszusagen.

Und das gilt in noch höherem Grade für die Hypothese, die STRASBURGER (1895, 1897b, 1900a, 1905c, 1906, 1907b, 1913 usw.) so oft und gern verfochten hat, daß die Nucleolarsubstanz zum Aufbau der Spindelfigur herangezogen würde. An sich würde es ja sehr einleuchten, daß die „Reservesubstanzen“ da verbraucht werden, wo etwas Neues entsteht. Und DĚBSKI (1897), W. C. STEVENS (1898b), NĚMEC (1899c),

Schmid (1906), Lagerberg (1909), v. Faber (1912a), Nicolosi-Roncati (1912b), Ottley (1918) und viele andere Forscher haben Strasburgers Vorstellungen aufgenommen. Sharp (1921, S. 182) läßt sie wenigstens gelegentlich gelten. Aber wir haben doch bei den Thallophyten schöne Fälle kennen gelernt, wo Spindeln ganz ohne Nucleolen-Auflösung zustande kommen. Und Schürhoff (1918a) möchte irgendwelche Beziehungen ziemlich radikal ablehnen. Der Versuch einer wirklich exakten Begründung von Strasburgers Hypothese ist ja auch niemals gemacht worden.

Es wäre ziemlich zwecklos, im einzelnen die Angaben zusammenzustellen, nach denen in manchen Fällen die Nucleolen besonders früh, in andern besonders spät aufgelöst werden (man vergl. das Résumé bei A. Meyer 1920, S. 211ff.). Dagegen sei kurz noch jener Autoren gedacht, die eine Ausstoßung einzelner oder aller Nucleolen in das Cytoplasma annehmen, z. B. A. Zimmermann (1893c, 1896), Guignard (1894), Belajeff (1894b), Strasburger (1895), Farmer (1895a, c), Rosen (1896), Gayet (1897), Dĕbski (1897), A. Fischer (1899), Ikeda (1902), E. C. Walker und Tozer (1909), Nĕmec (1910a), Liehr (1916), Levine (1916).

A. Zimmermann (1893c) hatte vorübergehend daraus eine Art „Individualitätslehre" für die Nucleolen ableiten wollen. Und er glaubte sich zu dem Satze berechtigt: „omnis nucleolus e nucleolo". Demzufolge sollten in den Tochterkernen sich die Nucleolen niemals neu bilden, sondern aus dem Cytoplasma hier wieder einwandern. Aber er gab bald (1896) diesen Standpunkt auf; höchstens für Ausnahmefälle ließ er die Persistenz der Nucleolen zu, und auch diese werden wir wohl streichen. Heidenhain (1907) hielt es noch für möglich, wenn die Nucleolen „zufällig die entsprechende Lage" haben (s. a. Liehr 1916); aber da Cytoplasma sich an der Tochterkernbildung überhaupt nicht beteiligt, werden auch die Nucleolen dies nicht tun. Es müßte denn sein, daß sie ausnahmsweise einmal mit den Chromosomen so „verklebt" bleiben, daß sie mechanisch gefaßt und an die Spindelpole zwischen den Chromosomen befördert werden.

Man darf auch nicht vergessen, daß die Voraussetzung des Erhaltenbleibens der „extranucleär" werdenden Nucleolen durchaus noch nicht gesichert ist. Denn es könnte gut sein, daß genannte Gebilde nur durch unsere Fixierungsmittel als „Niederschläge" ausgefällt werden und mit den ursprünglichen nucleären Kernkörperchen allein die Art der Tinktionsfähigkeit gemeinsam haben. Hat sich die Nucleolarsubstanz zwar gelöst, ist sie aber noch nicht sehr weitgehend abgebaut worden, so wäre hierfür wenigstens die Möglichkeit gegeben. A. Meyer (1920, S. 219) weist auch darauf hin, daß manche „extranucleäre Nucleolen" in Wirklichkeit Plastiden sind. Und Kirkwood (1907, S. 229) beschrieb, wie auch rein cytoplasmatische Differenzierungen ähnliche Form annehmen können.

Im Anschluß an die Nucleolen sei noch der Zellkernkristalloide gedacht (vgl. oben S. 87), deren Reservesubstanz-Charakter wohl von niemandem angezweifelt wird. Schon A. Zimmermann (1893a, S. 141, 1896, S. 70) hat bei *Melampyrum* näher verfolgt, wie sie während der Prophasen einer Mitose aus dem Kern ins Cytoplasma gestoßen werden, um sich hier vollends zu lösen. In andern Fällen ist es dagegen sehr wahr-

scheinlich, daß die Lösung bereits in den Kernen einsetzt. Ein Einwandern der Kristalloide in die Tochterkerne wird wohl nirgendwo vertreten. —

Wenden wir uns nun wieder der Betrachtung der Chromosomen zu und nehmen wir damit die Schilderung auf, die wir auf S. 314 abbrachen. Wir wissen bereits, daß sie sich als gesonderte „Individuen“ in den Prophasen herausbilden und daß sie innerhalb der „Spindelsubstanz“

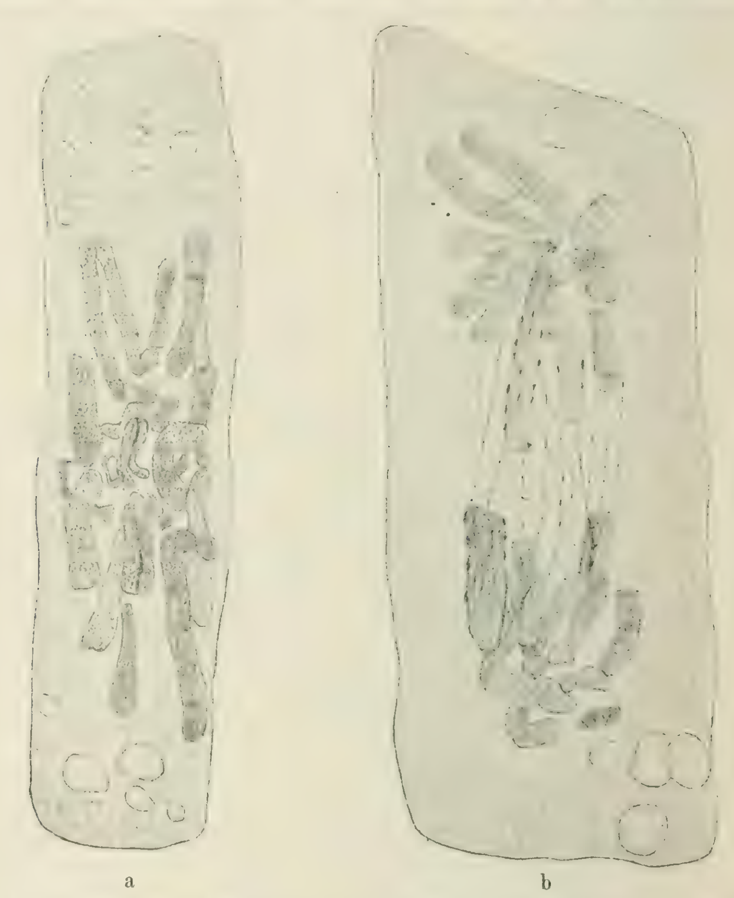


Fig. 213. *Allium Cepa.* Metaphase (a) und späte Anaphase (b) nach Beobachtungen im Leben. (Nach LUNDEGÅRDH.)

sich in eine „Äquatorialplatte“ begeben. Dieses Stadium ist schon früh auch lebend gesehen worden (s. a. Fig. 213a). Sowohl in Aufsicht (Fig. 213a) wie in Seitenansicht (Fig. 214a) können wir hier die deutlich getrennten Chromosomen wahrnehmen, die sich nahezu in eine Ebene einstellen. Die Längsspaltung wird nun, zumal an entsprechend fixierten Präparaten, wieder sehr deutlich und jetzt bekommt sie ja auch ihren „Sinn“ für die Gesamtmitose. Denn kurze Zeit darauf sehen wir, wie sich die beiden Hälften eines Paares weiter von einander trennen, um nach den Polen zu wandern (s. Fig. 213b nach einem lebenden, Fig. 214b. c nach einem fixierten Präparat).

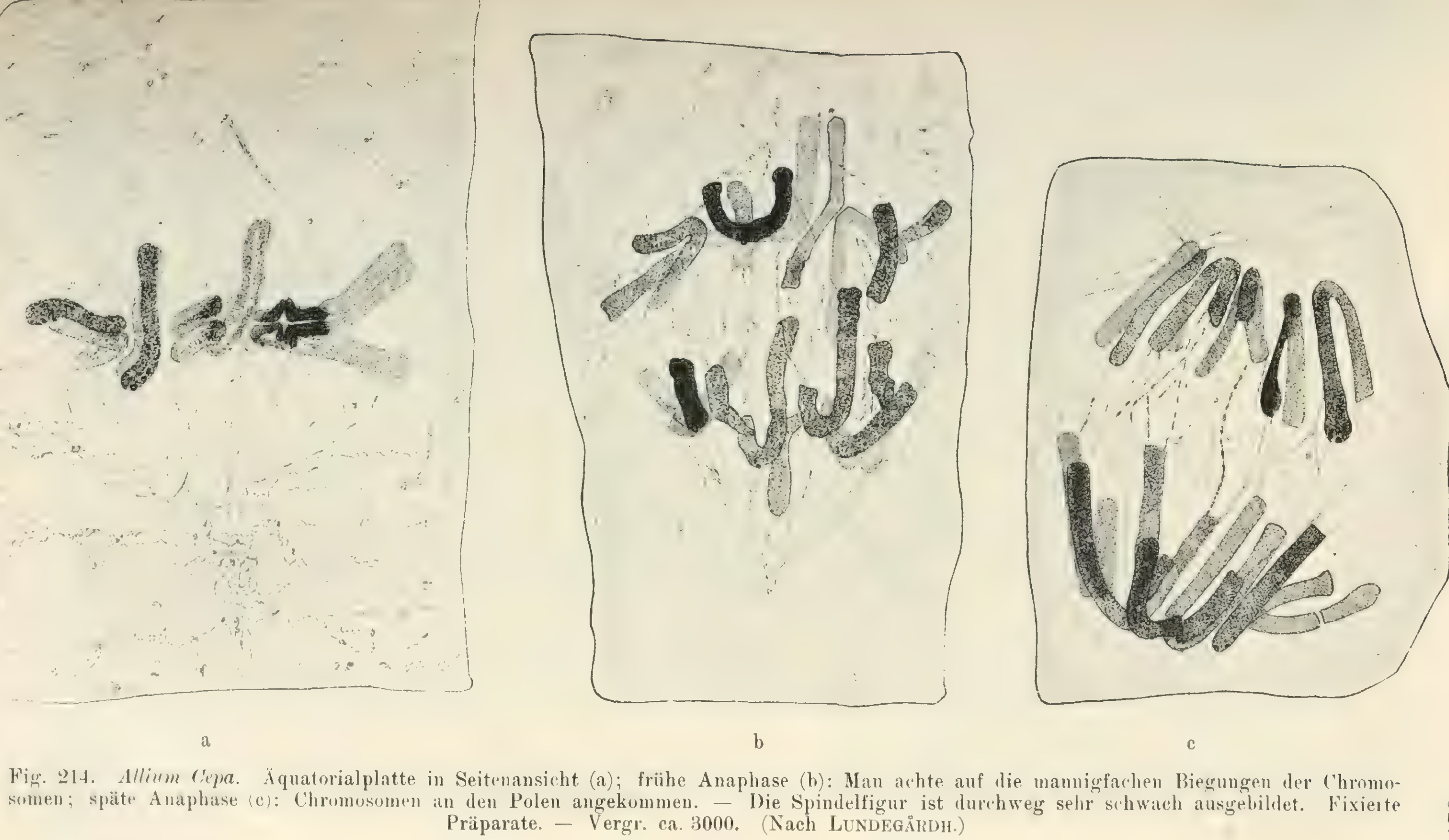


Fig. 214. *Allium Cepa*. Äquatorialplatte in Seitenansicht (a); frühe Anaphase (b): Man achte auf die mannigfachen Biegungen der Chromosomen; späte Anaphase (c): Chromosomen an den Polen angekommen. — Die Spindelfigur ist durchweg sehr schwach ausgebildet. Fixierte Präparate. — Vergr. ca. 3000. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Gehen wir noch auf Einzelheiten der Äquatorialplatte ein, so wäre etwa darauf hinzuweisen, daß sich zuweilen je zwei und zwei Chromosomen einander paarweise nähern, eine Erscheinung, die wir noch weiter unten (Kap. 9c) näher zu diskutieren haben. Und wenn wir Chromosomen von verschiedener Größe vor uns haben, pflegen sich die größeren nach außen, die kleineren nach innen in die Platte einzustellen (Fig. 215; STRASBURGER 1900a, 1905c, MIYAKE 1905a, CL. MÜLLER 1910, DIGBY 1910, LUNDEGÅRDH 1912a, S. 452, A. ERNST und SCHMID 1913, MAC ALLISTER 1913b usw.). Die Erscheinung ist offenbar durch rein mechanische Momente bedingt. Überhaupt wird die Größe der Chromosomen einen entscheidenden Einfluß auf das Bild ausüben. Sind sie besonders lang, so können sie sich nicht so flach ausbreiten wie bei größerer Kleinheit, und sie „nehmen daher in diesen Fällen eine mehr oder weniger axiale Orientierung an (d. h. in der Richtung der künftigen Teilungsachse), wobei sie jedoch meistens in ihren mittleren Teilen in dem Äquatorialplan liegen“ (LUNDEGÅRDH 1912a, S. 443). Das hängt weiterhin von der Stelle ab, an der eine eventuelle Umbiegung in zwei Schenkel statt hat. Noch BELAJEFF (1897d, 1898a) wollte im allgemeinen stets gleich lange Schenkel beschreiben. Das ist aber zumeist nicht der Fall, und dann wird der längere Schenkel polwärts, der kürzere in Richtung der Äquatorialebene gelagert sein (STRASBURGER 1900a, S. 107). Doch macht sich z. B. im Stammvegetationspunkt von *Viscum* die Tendenz geltend, daß die peripher orientierten Chromosomen beide Schenkel in der Äquatorialebene, die centralen dagegen beide Schenkel polwärts ausbreiten. Die Größe der Chromosomen steht in keinem erkennbaren Zusammenhang zu der des Ruhekerns. So fiel es DUGGAR (1899) auf, daß die Chromosomen von *Bignonia venusta* ungewöhnlich klein sind. J. H. SCHAFFNER (1901) betonte das gleiche für *Erythronium*, W. C. STEVENS (1898b) und FRYE (1901) für *Asclepias tuberosa*, ich selbst (TISCHLER 1910) sowie D'ANGREMOND (1912, 1914) für *Musa*. Und BRÜEL (1915, S. 841) bemerkt zusammenfassend, wie gerade bei gewissen tierischen recht großen Eikernen sich solche winzigen Chromosomen herausdifferenzieren.



Fig. 215. *Hosta Sieboldiana*. Metaphase einer Pollen-Mutterzelle. Vergr. 1500. (Nach STRASBURGER.)

In unserer Figur 214 können wir nun deutlich wahrnehmen, wie die Trennung der Chromosomen sich immer mehr markiert[1]). Sie dürfte (BELAJEFF 1898a, S. 30, STRASBURGER 1900a, S. 110, YAMANOUCHI 1908a, S. 7) stets an der Stelle beginnen, an der die Spindelfasern ansetzen, um dann gegen die Schenkelenden fortzuschreiten. Gleichzeitig beginnt die Polwanderung, die im allgemeinen simultan vor sich geht. Nur wo sehr verschieden große Chromosomen in einer Platte

[1]) Auf die törichten Behauptungen DEHORNES (1911), der eine solche völlig leugnet und nur eine Trennung ganzer paarweise vereinigter Chromosomen anerkennt, wollen wir gar nicht eingehen. GRÉGOIRE (1912) hat zudem, was eigentlich gar nicht nötig war, DEHORNE der Ehre gewürdigt, seine „Theorie“ noch ausdrücklich zu widerlegen.

vereinigt sind, wandern die kleineren schneller als die größeren und kommen somit eher am Pole an. Befindet sich die Ansatzstelle der Fasern nicht in der Mitte, sondern an einem Ende des Chromosoms, so werden die polwärts gehenden Schenkel derjenigen Tochterchromosomen, die bereits nach ihrem Bestimmungsort gerichtet waren, über diesen Pol hinausgelangen und nun eine Zeitlang „sternförmig" von hier aus ins Cytoplasma strahlen (Fig. 216). Bald aber krümmen sich die Enden wieder nach dem Kern zu (STRASBURGER 1900a). Auch erhält man sonderbare Bilder, wenn die Längsspaltung der Chromosomen an einem Ende schon längst erfolgt ist, während diese am anderen Ende noch zusammenhängen. Es können so förmliche „Schlingen" zustandekommen (BEER 1913, S. 646).

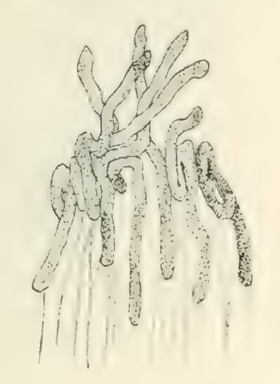


Fig. 216. *Leucojum aestivum.* Embryosackwandbeleg. Chromosomenschenkel über den einen Spindelpol hinausgelangt. Vergr. 1500. (Nach STRASBURGER.)

Mit dem Engerwerden der Spindelfigur nach den Polen zu muß eine seitliche Annäherung der Chromosomen Hand in Hand gehen (GRÉGOIRE und WYGAERTS' (1903a und b) „tassement polaire"). Der Raum, durch den die Chromosomen gewandert sind, verändert nun größtenteils sein Aussehen. Er scheint an Masse zuzunehmen und bildet sich zur „Kerntonne" um. Gleichzeitig sieht man — selbst unter Umständen im Leben (vgl. Fig. 213b) — feine Streifensysteme. Im Zusammenhang mit der Zellwandbildung zwischen den Tochterkernen werden wir darauf noch zurückkommen (Kap. 5g).

Soweit dürfte bei allen Karyologen im großen und ganzen bezüglich des Verlaufs der „Anaphase" Übereinstimmung herrschen. Aber diese hört sofort auf, wenn wir uns nun zu der Frage wenden, ob die Chromosomen sich jetzt alveolär „aufblasen" können oder eine wirkliche erneute Längsspaltung erfahren. HOF (1898), MERRIMAN (1904), FARMER und DIGBY (1910), FRASER und SNELL (1911), DEHORNE (1911), LUNDEGÅRDH (1910b, 1912a, 1913a), DIGBY (1910, 1912, 1914, 1919), GRANIER und BOULE (1911a), v. SCHUSTOW (1913), REED (1914), TAKAMINE (1915), NOTHNAGEL (1916), TAHARA (1921) usw. meinen das letztere mehr oder weniger sicher beweisen zu können. Man sieht, der Streit ist der gleiche, wie wir ihn oben für die Beurteilung der prophasischen Bilder kennen lernten (S. 310). Denn es soll sich ja bei dem „dualistischen Aufbau" zu Beginn der Kernteilung um das gleiche Phänomen handeln, das während des Aufhörens der Mitose beobachtet wurde. Über die Kernruhe könnte darnach also die Längsspaltung erhalten bleiben, auch wenn für unser Auge die „Individualität" der Chromosomen verwischt wäre.

Immerhin fehlt es nicht an gewichtigen Gegnern. Sie leugnen nicht die Richtigkeit der meisten Abbildungen, wohl aber glauben sie, daß es sich nur um „Scheinspalten" handelt, die durch eine „Alveolisierung" der Centralpartien eines jeden Chromosoms hervorgerufen sind. Denn daß ein strikt gegensätzlicher Verlauf in der Verteilung der Kernkolloide gegenüber dem Geschehen in den Prophasen besteht, ist klar. War dort eine „Entmischung" eingetreten, so haben wir jetzt

eine intime Vermischung. Wenn wir aber zwei nicht ineinander lösliche Flüssigkeiten kolloid vermischen, müssen wir wieder ein typisches „Spumoid“ erhalten. Darauf haben namentlich GRÉGOIRE und WYGAERTS (1903a und b), LAWSON (1903a), BERGHS (1904a und b), MARTINS MANO (1904, 1909), STRASBURGER (1905c) und seine Schule, J. B. OVERTON (1909b), NĚMEC (1910a), CL. MÜLLER (1910), SHARP (1913, 1920b, 1921), DE LITARDIÈRE (1913b), SAKAMURA (1914), LIEHR (1916) und manche andere hingewiesen. Und möglich wird dieses Geschehen dadurch, daß von der Kerngerüstsubstanz vom Ende der Anaphase an resp. in den Telophasen wieder Karyolymphe secerniert wird, die ja mit der Lösung der Kernmembran s. Zt. ins Cytoplasma hinausdiffundierte (Fig. 217—219). Ausnahmsweise kann das selbst in der Metaphase beginnen (GRÉGOIRE und WYGAERTS 1903b für *Trillium*, s. a. SHARP 1921, S. 149).

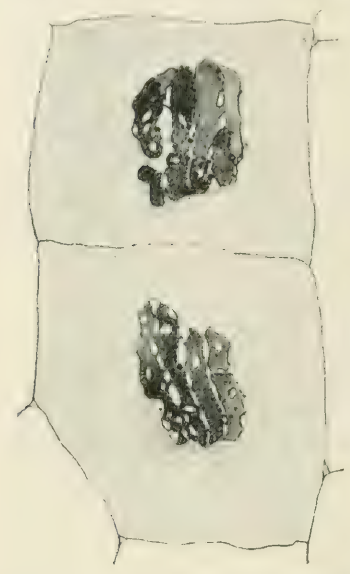


Fig. 217. *Vicia Faba.* Telophase. Die Alveolisierung der Chromosomen beginnt, die Grenzen der Einzelchromosomen noch ziemlich deutlich erkennbar. Vergr. 1650. (Nach SHARP.)

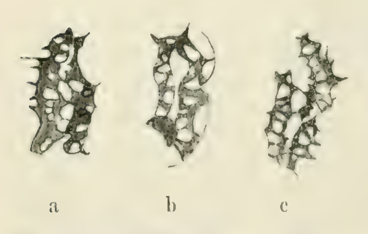


Fig. 218. *Vicia Faba.* Einzelchromosomen in Alveolisierung; in b und c dabei fast „Spiralbänder“ entstehend. Vergr. 1650. (Nach SHARP.)

Eigentlich gibt es nur wenige Forscher, die an eine so weitgehende Vakuolisierung, an ein derartiges Aufgeblasenwerden nicht recht glauben. Sie wollen die Bilder lieber so deuten, daß von den Chromosomen „pseudopodiale Vorsprünge“ ausgehen, die allmählich die Nachbarn erreichen und damit die Grenzverwischung zwischen den Chromosomen erzielen. So möchte DE LITARDIÈRE (1912a) am liebsten nur eine solche „Chromosomen-Verklebung“ bei seinen Farn-Mitosen sehen. Und ähnlich hatte auch MARTINS MANO (1904) für *Solanum* und *Phaseolus* argumentiert (s. a. TH. BOVERI 1904)[1]). Im Grunde ist aber auch der Gegensatz nicht so scharf, da das Aussenden der „Pseudopodien“ mit dem Auseinandertreiben durch die gebildete Karyolymphe in Zusammenhang gebracht wird. Eine wirkliche Differenz in der Auffassung besteht eben nur darin, ob die Alveolisierung immer central beginnt und hier zu einer tatsächlichen Spaltung führt oder nicht. Ich persönlich habe mich bisher von ersterem Modus nicht überzeugen können.

Natürlich kann der Grad der Alveolisierung wechseln. Kommt es überhaupt nicht zu einer wirklich gleichmäßigen Durchmischung und bleiben größere chromatische „Mittelpunkte“ dem Kern der Chromo-

[1]) Vgl. hierzu die Behandlung des Gegenstandes bei SHARP (1921, S. 149). Seine Subsumption der Autoren scheint mir indes etwas zu Gunsten der Pseudopodiallehre ausgefallen.

somen entsprechend vorhanden, so erhalten wir die Kerne mit „Chromocentren", von denen wir oben sprachen. Manchmal ist das charakteristisch für eine Species oder für ein bestimmtes Gewebe, manchmal aber nur dadurch bedingt, daß „zu schnell" eine neue Kernteilung folgt. Für solche Kerne hat LUNDEGÅRDH (1912c, 1913a) den passenden Ausdruck geprägt, sie wären in „Interphase".

Kurze Zeit nachdem die Auflockerung der Chromosomen infolge der Sekretion der Karyolymphe einsetzte, stellen sich auch wieder die Nucleolen ein. Sie können gleich in Einzahl angelegt werden oder in Mehrzahl, und dann zu einem zusammenfließen oder endlich auch zu mehreren im Kern bleiben.

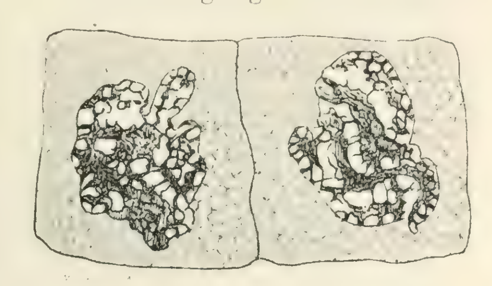


Fig. 219. *Trillium grandiflorum.* Wurzel. Chromosomen in später Telophase. Infolge der sehr weitgehenden Alveolisierung beginnen die Chromosomengrenzen undeutlich zu werden. Vergr. 1800. (Nach GRÉGOIRE und WYGAERTS.)

Cytoplasma wird sicherlich in keiner Weise in den Tochterkern einbezogen. Wir betonen das besonders mit GRÉGOIRE und WYGAERTS (1903a und b), weil früher (s. besonders STRASBURGER 1888, aber selbst noch SCHAXEL 1912) die Ansicht vertreten wurde, daß das Territorium des jungen Tochterkerns gewissermaßen ein „Plasmabezirk" sei, der sich ziemlich unmotiviert durch eine Kernmembran abgrenze (s. oben S. 46).

Gerade für die Lehre von der „Chromosomen-Individualität", die wir in einem späteren Kapitel (Kap. 9) noch eingehend zu würdigen haben, ergeben sich aus dieser Betrachtungsweise starke Stützen (s. a. HAECKER 1902, 1904a, S. 216 ff., 1907, S. 10—37, TH. BOVERI 1904, STRASBURGER 1905b, GRÉGOIRE 1907b, TISCHLER 1908 usw.). Wir verfügen eben nur nicht über die optischen Hilfsmittel, die Grenzen der einzelnen Chromosomen während der Kernruhe nachzuweisen, trotzdem sie ganz „rein" von fremder Substanz geblieben sind. Manche Gegner der Individualitätslehre, wie FICK (1905, 1907), hielten sich anfangs zu einseitig an die Bedeutung des Chromatins für die Chromosomenabgrenzung. In seiner „Manövrierhypothese" (s. gleich weiter unten) suchte er freilich dann diesen Fehler zu vermeiden. Ich halte sie indes nicht für glücklich.

Gänzlich verfehlt ist jedenfalls die Lehre von Frl. BONNEVIE (1908a, 1911), welche die „Individualität" so faßte, daß in jeder Kerngeneration ein neues Chromosom sich „endogen" im Bezirk des alten bildet[1]). NĚMEC (1910a, S. 255) und LUNDEGÅRDH (1913a) haben sie bereits so eingehend zurückgewiesen, daß wir uns mit ihr nicht weiter zu befassen brauchen. Und für ebenso verfehlt möchte ich STOMPS (1910) Ansicht ansehen, wonach eine „Vakuolen-Persistenz" existiert. Diese vorher winzigen Organelle sollen bei Rekonstruktion der Tochterkerne immer stärker anschwellen und die Chromosomen auseinanderdrängen. Die Kernhöhle wäre so eigentlich ein Komplex von Vakuolen,

[1]) Vgl. dazu die Ausführungen von SHARP (1921, S. 150ff.) und die hier zitierte Literatur.

und da diese „cytoplasmatischen“ Ursprungs sind, könnte man darnach eine rein karyoplasmatische Kernabgrenzung nicht durchführen.

Besonders starke Stützen für eine wirkliche Individualitätslehre von rein morphologischen Gesichtspunkten her können wir aus den im Pflanzenreich anscheinend nicht häufigen Fällen entnehmen, in denen die Einzelchromosomen an den Spindelpolen nicht zu einem Gesamtkern zusammentreten, sondern sich — zum mindesten vorübergehend — zu Zwergkernen ausbilden. Wir nennen solche Sondergebilde Karyomeriten oder Karyomeren, und wir werden (in Kap. 7) bei der Besprechung „abnormer“ Mitosen dafür eine Reihe Beispiele zu erbringen haben. Auch bei sonst anscheinend „gesunden“ Zellen haben GRÉGOIRE und WYGAERTS (1903b) das für die „homöotype“ (Kap. 6c) Teilung der Pollen-Mutterzellen von *Trillium* zuerst gesehen. Und NĚMEC (1910a, S. 175) fand solches (Fig. 220) für manche somatische Teilungen von *Chara fragilis* (vgl. auch schon SCHMITZ 1880b für *Nitella*, JOHOW 1881 Sp. 736 für *Chara*). Namentlich in den großen Zellen treten die Chromosomen in den Telophasen sehr wenig dicht zusammen. Freilich pflegen sie sehr bald zu verschmelzen. Die Bedenken VEJDOVSKYS (1912, S. 128) halte ich für ungerechtfertigt. Und LUNDEGÅRDH (1912a, S. 452) weist ja schon darauf hin, daß es sich bei Karyomerenbildung immer nur um einen Spezialfall handelt, von dem aus wir Übergänge zum normalen Kernteilungsmodus haben. So könnten anfangs „Kernaussackungen“ eines einzigen Kerns vorhanden sein (s. a. Fig. 219), wenn sich die „frei auseinanderspreizenden Chromosomenenden frühzeitig mit einer Membran umgeben haben“. Daher mögen viel öfter Karyomeren vorkommen, ohne daß etwas prinzipiell Wichtiges dabei vorliegt. Aus neuerer Zeit erwähne ich da, daß z. B. DAHLGREN (1916, S. 28) einmal im Pollenkorn von *Primula officinalis* an Stelle des vegetativen Kerns vier kleinere Nuclei sah, von denen zwei im Begriff waren, zu fusionieren. Konstant und von prinzipieller Wichtigkeit ist dagegen die Karyomerenbildung, die REUTER (1909) an einem tierischen Objekt, der Milbe *Pediculopsis*, beschrieb.

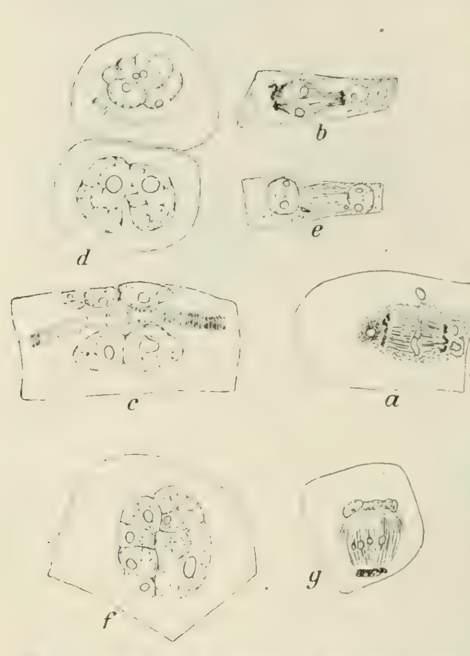


Fig. 220. *Chara fragilis*. Kernteilungen mit „Karyomerenbildung“. (Nach NĚMEC.)

Es sei zum Schluß darauf hingewiesen, daß wir bei den Pilzen mit „conjugierten Kernen“ eigentlich auch solche „dauernde Karyomeren“ vor uns haben (Kap. 5c und 8). —

f) Erwägungen über die Mechanik der Mitose

Inhalt: Die Chromosomenbildung als kolloider Entmischungsvorgang. Vergleich mit der Kristallisation. Auflösung der Kernmembran. LAWSONS Theorie. Hypothesen über die Entstehung und Wirkung der Kernspindel. Elektromagnetische Theorien. Annahme realer sich kontrahierender Fäden: die „Muskelfadentheorie“ und Modifikationen dieser Lehre. „Stemmwirkungen“ der Spindelfasern. „Erklärung“ der Spindel unter Zugrundelegung von Diffusionsströmen im Plasma. Beeinflussung der Spindellage durch äußere Faktoren. Die Wichtigkeit „phylogenetischer Faktoren“.

Wir haben jetzt die verschiedenen Modi kennen gelernt, unter denen sich die Mitose im Pflanzenreich abspielt, aber wir haben es bisher vermieden, uns die Frage vorzulegen, wie das morphologische Geschehen kausal zu erklären ist. Der Endeffekt war bei allen der gleiche: eine möglichst rasche und regelmäßige Verteilung jener sich während der Kernteilung zeigenden „Einheiten“, die wir Chromosomen nannten.

Nur bei einigen phylogenetisch tiefstehenden Organismen war das noch nicht erreicht und bei anderen, wie den offenbar „reduzierten“ Saccharomyceten, war es vielleicht wieder „verloren gegangen“. Aber diese wenigen Ausnahmen dürfen nicht die ausnahmslos gültige Regel uns verdunkeln, daß die Längsspaltung typisch gesonderter Kernsegmente der „Sinn der Mitose“ ist.

Versuchen wir dies Geschehen zu analysieren, so wollen wir gewissermaßen als Warnung die Worte PFEFFERS (1897, S. 39) voranstellen: „Nur eine fehlerhafte Methodik und Logik kann sich vermessen, allein aus der formalen Gestaltung bei der Zellteilung die maßgebenden Ursachen und Kräfte abzulesen oder auch nur entscheiden zu wollen, welche Teile aktiv oder passiv sind.“ Und nicht viel weniger tröstlich sind die Worte eines so ausgezeichneten Forschers wie die des Pathologen P. ERNST (1915, S. 300): „Sobald man den Vorgang der Mitose zergliedern will, stößt man auf lauter Rätsel und Widersprüche“ (s. a. die älteren Zusammenfassungen von MEVES 1897, 1899, die neueren von PRENANT 1910 und MEEK 1913).

Trotz aller Skepsis, ob es uns gelingen wird, in das wichtigste cellulare Problem schon jetzt tiefer einzudringen, handeln wir wohl zulässig, wenn wir zweierlei Fragenkomplexe aussondern. Einmal fragen wir, mit welchen Mitteln die kolloide Entmischung der Kernsubstanzen in der Prophase erreicht und wie in der Telophase der umgekehrte Prozeß bewerkstelligt wird. Und ferner, welches sind die Kräfte, die die Spaltung der Karyotinmengen erzwingen? Zweitens aber: wie greifen in den Verteilungsvorgang jene karyo- oder cytoplasmatischen Differenzierungen ein, die wir mit dem Sammelnamen der „Kernspindel“ bezeichneten?

Um mit den erstgenannten Problemen zu beginnen, so müssen wir als nicht zu unterschätzendes Merkmal für den Beginn jeder Kernteilung die Kernvergrößerung hervorheben, die R. HERTWIG (1903) als „Teilungswachstum“ kennzeichnete (s. oben S. 238). Ist es ein wirkliches Wachstum, so gehört also nicht nur Aufnahme von Wasser in Form von Hydratationen der Kernkolloide dazu, sondern auch eine chemische Bindung des Wassers in Form von „Solvation“ und eine gesteigerte Karyotinsynthese durch Aufnahme geeigneter Nährstoffe aus dem Cytoplasma (vgl. oben S. 237ff). Diese Momente finden wir bereits bei BERTHOLD (1886, S. 194ff.) be-

rücksichtigt. Meist, aber durchaus nicht immer, wird also die Chromatizität des Kerns stärker zunehmen. Damit muß offenbar die Notwendigkeit von „Entmischungen“ gegeben sein (s. z. B. PŘIBRAM 1910, S. 23, DELLA VALLE 1912, 1913, SPEK 1920a, S. 86). Bei BECHHOLD (1919, S. 9) lesen wir resumierend, daß diese „durch solche physikalische und chemische Änderungen“ bedingt sind, „die bei einer Lösung eines Kristalloids Ausscheidung von Kristallen bewirken würden“ [1]). Dazu würde z. B. gleich eine „übersättigte Lösung“ gehören. Und so würde nichts dem im Wege stehen, in der Zunahme des Karyotins und damit der relativen Abnahme der Karyolymphe den ersten Anstoß zur Bildung der Chromosomen als isolierter Gebilde innerhalb der noch vorhandenen Kernmembran zu sehen. Hypothetisch bleibt damit also nur die erhöhte Karyotinproduktion, aber diese könnten wir im Anschluß an unsere oben geäußerten Vorstellungen bezüglich Änderung der Permeabilität der Kernwandung vielleicht schon in nicht zu ferner Zukunft kausal verstehen.

Das Wachstum der „jungen“ Chromosomen (immer sind dabei jetzt nur ihre „gefärbten Mittelpunkte“ gemeint) bietet überhaupt manche Ähnlichkeit mit der Kristallisation, und so hat in erster Linie DELLA VALLE (1909, 1911, 1912, 1913) sich bemüht, eine ganz strenge Analogie durchzuführen. Sicherlich ist manches bei diesem Vergleich berechtigt. Aber ganz abgesehen davon, daß schon von vornherein die kolloide Natur viel wahrscheinlicher als die kristalloide ist (SPEK 1920b, S. 543), hat der italienische Autor stillschweigend vorausgesetzt, daß die einzelnen Chromosomen„kristalle“ eines Kerns qualitativ gleich wären. Wir werden weiter unten (Kap. 9) sehen, wie außerordentlich schwerwiegende Bedenken dagegen sprechen. Dazu kommt, daß in manchen Fällen die einzelnen „Kernterritorien“ auch dauernd unserm Auge als ziemlich gut abgegrenzte Einheiten erhalten bleiben. Und wir hörten ja schon, daß ein so skeptischer Forscher wie FICK (1907) durch seine „Manövrierhypothese“ dem Rechnung trug. Es sollten die Substanzen eines Bezirks immer wieder in den Prophasen sich wie Soldaten in einem bestimmten „Regiment“ zusammenfinden und durch besondere Kräfte daran verhindert werden, in das „Nachbarregiment“ überzuwandern [2]).

Wir wissen schon (S. 310), daß sich ein Streit darüber erhoben hat, ob die erste Anlage solcher färberischer Mittelpunkte einheitlich oder „dualistisch“ ist. Und wir hörten bereits, daß die Betrachtung der morphologischen Bilder eine Entscheidung bisher nicht brachte. Sicher war aber gleich wieder die Tatsache, daß nach einem bestimmten Zeitpunkt die Dualität durch eine „Längsspaltung“ erreicht war. Physikalisch-chemisch betrachtet, würde also der Streit darauf herauslaufen, ob diese Spaltung schon mit der „Ausfällung“ des Chromatins kausal verknüpft ist oder nicht. HARPER (1919, S. 284) klagte freilich noch vor kurzem: „Neither chemistry nor physics furnish any data which aid the cytologist to discover why the segments of the spireme thread should split longitudinally.“ Und er meint, die Spaltung erscheine „quite without parallel in the behavior of atoms, molecules, or larger colloidal particles as

[1]) Die Idee FRANCKS (1911), daß die „Höfe“ um die Nucleolen diese Entmischung begünstigen sollen, wiesen wir bereits oben (S. 82) zurück.

[2]) Ähnliches schwebte wohl auch GOLDSCHMIDT (1917) vor, als er den Versuch machte, das sogenannte „crossing over“ rein dynamisch zu erklären (vgl. Kap. 9d).

known to the chemist and physicist". LILLIE (1903) hatte demgegenüber viele Jahre früher hoffnungsfreudig die Spaltung aus der gleichmäßig hohen negativ-elektrischen Ladung der einzelnen Chromatinpartikelchen bei verminderter Oberflächenspannung der Chromosomen erklären wollen. Aber die Dinge liegen doch wohl wesentlich komplizierter als der amerikanische Zoologe dachte. DELLA VALLE (1912, S. 212) sucht wieder von den Kristallisationsprozessen aus Klarheit zu gewinnen. In jedem „System" herrscht eine Maximalbegrenzung der Größe, die nicht überschritten werden darf, ohne Kraftäußerungen auszulösen, welche auf eine Verkleinerung hinwirken. Und ist das erreicht und dabei das Wachstum nicht absolut symmetrisch vor sich gegangen, so wird die veränderte Oberflächenspannung auf eine eventuelle Verkleinerung in Form einer Spaltung von Einfluß werden. In unserm Falle wäre also die Frage die: Ist das Maß von „Chromatinkonzentration" schon während der Ana- resp. Telophasen erreicht oder erst während der nächsten Prophase? Mir scheint da die Entscheidung bereits zugunsten der letzteren Alternative gefallen, denn wir kennen keine positiven Daten von einer telophasischen Chromatinzunahme. Im Gegenteil, infolge der Absonderung von Karyolymphe macht sich hier ja gerade der umgekehrte Prozeß geltend (STRASBURGER 1913, S. 72).

Sonderbar ist jedenfalls gleich wieder, daß die Trennung der beiden Spalthälften eines Chromosoms noch vorläufig nicht bis zu ihrer gegenseitigen Abstoßung durchgeführt ist, sondern daß beide Schwesterteile ruhig nebeneinander liegen bleiben. Ja, die Lage kann so dicht sein, daß die Sondernatur beider Hälften infolge nicht ganz zureichender Technik in unsern Präparaten oft genug wieder aufgehoben erscheint. Erst nachdem alle Chromosomen sich in der Äquatorialplatte zusammengefunden hatten, begann ja das Auseinanderweichen. Jetzt sehen wir auch, daß dieses gleich außerordentlich weit erfolgen kann. (Man denke nur an manche Beispiele von den Thallophyten her mit ihren mächtig sich vergrößernden Spindelfasern!)

In den Tochterkernen beginnt dann, wie wir hörten, wieder die „Vermischung" von Karyotin und Karyolymphe und der „spumoide" Kernaufbau. Der physikalische Grund ist hier klar erkennbar: die Karyolymphe war während der ganzen Meta- und frühen Anaphase überhaupt nicht vorhanden, sondern ins Cytoplasma hineindiffundiert. Und sie wird jetzt erst wieder neugebildet, wo die Kerne sich der Ruhe nähern. Wir hätten also zu fragen: Warum erfolgt jetzt die Produktion der Karyolymphe und woher kommt sie? Um gleich die Antwort auf die letztere Frage vorwegzunehmen: sie kommt sicherlich n i c h t aus dem Cytoplasma (vgl. bereits S. 331), sondern sie ist immer zuerst im Innern der Chromosomen erkennbar[1]). VEJDOVSKY (1907, 1912) meinte, derjenige Teil der Gerüstsubstanz, den wir „Linin" nannten, forme sich zur Karyolymphe um. Aber das ist eine vage Behauptung, und Genaueres werden wir nicht eher wissen, als bis wir diese „morphologischen" Begriffe auch chemisch definieren können. Davon (vgl. Kap. 2) waren wir aber noch sehr weit entfernt. Und so werden wir auch keine Antwort

[1]) SHARP (1921, S. 149) will daneben auch noch z w i s c h e n den Chromosomen und dem Cytoplasma Kernsaft auftreten lassen. Ich halte das immer schon für einen Sekundärprozeß, der eintritt, wenn eine gewisse Höhe der Sekretion erreicht ist.

auf die Frage haben, warum die Chromosomen jetzt erst die Karyolymphe produzieren. In einem der folgenden Kapitel (Kap. 7) werden wir allerdings hören, daß bei Anwendung besonderer Außenfaktoren (z. B. bei Narkotisieren, Abkühlung usw.) der Zeitpunkt der „Vakuolisierung" verändert und eigentlich in jeden beliebigen Moment verlegt werden kann („Pseudoamitose"). Ein allgemeines Studium, wie genannte Außenfaktoren z. B. auf die Permeabilitätsänderung usw. von Plasma wirken, könnte vielleicht weiterführen. Denn ein Zusammenhang damit ist wohl insofern berechtigt, weil die Grundlage jeder Möglichkeit von „Aufquellung" doch die Aufnahme von Wasser (z. B. FRASER u. SNELL 1911) ist. Dieses aber kann nur aus dem Cytoplasma stammen. Eine Beantwortung in absehbarer Zeit erscheint also auch hier möglich.

Vielfach, und zwar meistens bei den höheren Pflanzen, nur zum kleinen Teil bei den niederen, fehlt auch während der Kernteilung die Membran. Ihr Auflösungsprozeß ging niemals gleichzeitig vor sich[1], sondern wir konnten ihn fortschreitend von zwei oder mehr bevorzugten Stellen aus beobachten. Es ist bemerkenswert, daß dies die Orte waren, an denen von außen her die Spindeln ansetzten. Nun darf doch wohl angenommen werden, daß auch hier nicht auf einmal völlige Lösung, sondern erst eine starke Verquellung und damit ein Größerwerden der „Poren" vorhanden ist.

Wenn aber der „Ultrafilterapparat" weitere Öffnungen bekommt, so können damit auch die Kolloide hinauswandern, die vorher im Nucleus eingeschlossen bleiben mußten, nämlich die, welche die Karyolymphe ausmachen. Und der Kern schrumpft meist etwas zu dieser Zeit (SHARP 1921, S. 175). In diesem Sinne könnten wir dann die Vorstellungen DEVISÉS (1914) akzeptieren, daß die Spindelsubstanz „ganz aus dem Kern" stammt. Bei ihrer Berührung mit den entsprechenden cytoplasmatischen Kolloiden bilden sich Niederschläge, und diese sehen wir in Form von feinen Fäserchen, Fädchen usw. als Beginn der „Spindel". Sie können jedenfalls Ausfällungen sein, die nicht erst durch unsere Fixiermittel erzielt werden. Und wenn wir sie im Leben nicht sehen, könnte nur die zu große optische Gleichartigkeit mit ihrer Umgebung schuld daran sein. Die Fixiermittel würden gewissermaßen diese Bildungen dann erst vergröbernd „unterstreichen".

Ist unsere Annahme korrekt, so werden wir es auch verstehen, wie sich in den Telophasen, wenn sich neue Karyolymphe bildet, auch wieder neue Fällungen zeigen. Sie bilden sich, sowie die Masse des Kernsaftes so groß geworden ist, daß die ganzen Chromosomen nicht nur spumoid „aufgeblasen" sind, sondern daß sie auch den Kernsaft nach außen treten lassen. Bei der Berührung mit dem Cytoplasmasol entsteht dann die Kernmembran (vgl. Kap. 3d). LAWSON (1898, 1900, 1903a b, 1911b), GRÉGOIRE u. WYGAERTS (1903ab), YAMANOUCHI (1906, 1908a, 1910) und nach ihnen viele andere Forscher haben das näher ausgeführt (vgl.

[1]) P. ERNST (1915, S. 301) sagt lakonisch: „Ein wichtiger, aber dunkler Vorgang ist der spurlose Schwund der Membran, der einer Auflösung gleicht." LAWSON (1911b, 1913) glaubt gar nicht recht an ihn, sondern möchte die Membran sich quasi als Häutchen um die einzelnen Chromosomen legen lassen (s. a. HUTCHINSON 1915b, NOTHNAGEL 1916). FARMER (1912a, 1913) und mit ihm die meisten neueren Autoren lehnen das indes völlig ab. Auch wir tun das gleiche, da zu viele Beobachtungen für eine völlige Lösung der Kernmembran vorliegen.

auch SHARP 1921, S. 182). Und die Kernmembran einfach als „erstarrte“ äußerste Schicht des Kernsaftes aufzufassen, wie VEJDOVSKY (1907, S. 60) will, geht jedenfalls ebenso wenig an, wie sie einfach ganz unmotiviert in einem Cytoplasmabezirk (vgl. S. 96, 331) entstehen zu lassen.

Nun haben wir ja aber doch nicht nur extranucleäre, sondern auch intranucleäre Spindeln, und bei ihnen bleibt die Kernmembran noch erhalten, wenn wir im Innern all die gleichen schönen „Fasern“ und Strahlungen sehen, die mit einer Spindel verbunden sind. Diese Tatsache ist, wie ohne weiteres zugegeben werden muß, für unsere Erklärung unbequem, wonach alle Differenzierungen außerhalb der Chromosomen aus einer Interaktion zwischen Karyolymphe und Cytoplasmasolen entstehen. Und doch zu stürzen vermögen auch die intranucleären Spindeln nicht unsere Theorie. Denn eine Kernvergrößerung und damit eine Flüssigkeitsaufnahme von außen und weiterhin möglicherweise eine Veränderung der Permeabilität der Kernmembran ist auch hier vorhanden. Es handelt sich, wie mir scheinen möchte, um graduelle, nicht um prinzipielle Differenzen. Es müßte freilich in Zukunft erst bewiesen werden, warum hier zwar von außen her durch die in der Weite veränderten „Poren“ Cytoplasmasol in den Kern eindringt, aber nicht entsprechend Karyoplasma hinausgeht. Daß der Grundgedanke gesund ist, alle Spindelfäserchen mit einer Reaktion zweier getrennter Kolloide in Zusammenhang zu bringen, das mögen auch die Fälle bei den Protistenmitosen (vgl. oben Kap. 5b) uns sagen, bei denen die Kernspindel auftrat, nachdem eine „Verquellung“ der Karyosomen begann. Hier waren deren Kolloide und die Karyolymphe des Außenkerns die beiden miteinander reagierenden Systeme.

Was wir anstreben, ist ja nur die Abweisung aller der älteren Vorstellungen, nach denen aus dem Cytoplasma heraus eine besondere „Substanz“ sich bildet, die man „Kinoplasma“ nannte (STRASBURGER 1892b) und der nun quasi ein „Eigenleben“ zukommen sollte. Auch dem großen Bonner Forscher schwebte sicherlich eine Interaktion zwischen Kern und Cytoplasma bei seinem Zustandekommen vor, wenn er die Nucleolen, also spezifische Kernbestandteile, für ihre Bildung heranzog (vgl. oben S. 324). Ganz entgegengesetzt unseren Vorstellungen ist das übrigens auch nicht einmal, da wir auf die Beziehungen der Nucleolen zur Karyolymphe ja eingehend hinzuweisen Gelegenheit hatten (vgl. Kap. 2). Denn wir faßten erstere als Reserve-Abscheidungsprodukte aus dem Kernsaft auf.

Wie so oft, hat eine nomenklatorische Festlegung gewisser Vorstellungen eine Weiterentwicklung unseres Verständnisses erschwert, weil damit Gegensätze postuliert werden, die in dieser Schärfe gar nicht vorhanden sind.

Schwierig wird unsere Analyse erst, wenn wir einen Grund dafür angeben sollen, wieso die anfangs richtungslos verlaufenden „Spindelanfänge“, die wir in Form von feinen Fädchen rund um den Kern oder auch innerhalb des Kerns sehen, sich zu typisch multipolaren oder gar bipolaren Kernspindeln umordnen. Und diese Fragestellung führt uns gleich zum zweiten unserer oben aufgestellten Fragenkomplexe: Ist die Spindel notwendig zur „Beförderung“ der Chromosomen zunächst in die Äquatorialplatte, nachher von dieser weg zu den Polen?

Das Bild, das wir in fixierten Präparaten von der Spindel haben, erinnerte schon die ersten Untersucher, nämlich FOL (1873)[1]) und STRASBURGER (1875, S. 185, s. auch noch 1879b, Sp. 285), an die „Kraftliniensysteme", welche man erhält, wenn man Eisenfeilspäne in ein magnetisches Feld streut: die einzelnen Partikelchen ordnen sich unter dem Einfluß der magnetischen Kraft in bestimmte Reihen zwischen den beiden „Polen" an. Gerade das ist es ja, was wir auch bei dem mikroskopischen Bilde kennen lernten. Anfangs waren die einzelnen Fädchen und Körnchen oft scheinbar willkürlich verteilt, schließlich hatten sie sich in ganz bestimmten Richtungen im Sinne der Kraftlinien gelagert.

Von mehreren Seiten ist nun weiterhin versucht worden, irgendwelche, sagen wir allgemeiner „bipolaren", Kräfte, die wie „statische Elektrizität" in der Zelle wirken müßten, für die Anordnung innerhalb der Spindelsubstanz verantwortlich zu machen. ERRERA (1890), ZIEGLER (1895), GALLARDO (1896a b, 1906a b, 1909), HARTOG (1905, 1907, 1910), LILLIE (1905, 1908, hier die sonstigen Arbeiten des Autors angegeben) — vgl. auch die Résumés bei PRENANT (1910) und SPEK (1918a, S. 22—27) — haben das in erster Linie näher ausgeführt.

Klassisch sind ja insbesondere die Versuche geworden, die Bilder künstlich nachzuahmen. Dabei wollte man durchaus nicht immer von elektromagnetischen Kräften sprechen, da es nicht gelang, die Linien durch Einführung von Magneten in das System der sich teilenden Kern- und Spindelsubstanzen abzulenken (ERRERA 1890, LOEB 1906 usw.), sondern man scheute sich auch nicht, unbekannte Kräfte einzuführen. So sprach GALLARDO (1896a b) anfangs von einer „karyokinetischen", HARTOG (1905, 1907, 1910) von einer „mitokinetischen Kraft". Die polaren Gegensätze sollten in der differenten „Ladung" der beiden Spindelpole oder in der verschiedenen Ladung von Spindelpolen und „Chromatin" gegeben sein. LILLIE (1903, 1905) war wohl der erste, der den „negativ-elektrischen" Charakter der Kernsubstanzen gegenüber der Substanz der „Centriole" resp. der Spindelsubstanz hervorhob. GALLARDO ging dann noch weiter, indem er innerhalb des Karyotins zwischen dem „Chromatin" mit stärkerem und dem „Linin" mit schwächerem Potential unterschied — die Karyolymphe sollte „neutral" sein. Und auch SPEK (1920a) betont, daß der saure Charakter des Chromatins die Möglichkeit negativ elektrischer Ladung sehr wahrscheinlich mache, während ja Emulsoide im allgemeinen schwach oder variabel „geladen" wären (vgl. auch BECHHOLD 1919, S. 94)[2]). — Die Spindel würde sich damit in zwei Halbspindeln auflösen, wie wir das ja auch tatsächlich für einige Fälle kennen lernten. Und nur für gewöhnlich bleiben diese zu einem scheinbar einheitlichen Ganzen verknüpft. Die

[1]) FOL sah wohl schon die Spindeln, aber noch nicht die ganzen Kernteilungsvorgänge. Die ersteren beschreibt er mit folgenden Worten: „Die Strahlen dieser Sterne werden durch die in geraden Linien aneinandergereihten Körnchen gebildet. Mehrere solche Linien reichen von einem Stern oder Anziehungszentrum in einem Bogen zum andern, indem sie die Reste des Keimbläschen umfassen. Das ganze Bild ist äußerst klar und deutlich und erinnert lebhaft an die Art und Weise, wie ausgestreuter Eisenstaub sich um die beiden Pole eines Magneten anordnet."

[2]) Man beachte ferner die Versuche R. KELLERs (1918, S. 156), noch weiter zu spezialisieren. „Beispielsweise könnte man sich vorstellen, daß in einer sich teilenden Zelle alle Teile negativ gegen die Erde als Nullpunkt geladen wären, aber in verschiedener Höhe, der Nucleolus —2 Volt, das ruhende Basichromatin —1,5 Volt,

Versuche HARTOGS, und anfangs auch die GALLARDOS, die beiden Pole resp. die Centriole als verschieden geladen anzusehen, konnten demgegenüber nicht verifiziert werden.

Es waren in erster Linie Zoologen[1]), die alle diese Vorstellungen näher ausgeführt haben. Und das ist auch verständlich, da diese für ihre Objekte in den allgemein vorhandenen Centrosomen anscheinend greifbarere Gegensätze für eine polare Differenzierung in der Zelle hatten. In der Zelle der höheren Planzen dagegen, wo die Centrosomen völlig fehlen, mußte man sich an „Verdichtung von Cytoplasma" an den Spindelpolen und ähnliche vagere Konstruktionen halten, um eine „Anode" zu bekommen.

Haben nun die beiden Pole „gleiche" Ladung, so werden sie sich so weit voneinander abstoßen, als das möglich ist; das heißt aber, sie werden sich gerade einander gegenüberstellen. Die zwischen ihnen gelagerten Chromosomen werden von beiden mit gleicher Kraft angezogen, sie werden also in die genaue Mittellinie, die Äquatorialebene, zu liegen kommen. Jedes Chromosom ist auch innerlich gleich geladen. Ist erst die Längsspaltung da, so werden sich die Spalthälften abstoßen müssen und von den nächstgelegenen Polen angezogen werden. Hier werden wir schon skeptisch, denn wir beobachteten ja gerade das lange Zusammenliegen, auch nachdem die Spaltung lange durchgeführt war! Auch müßte die Anziehung der Tochterchromosomen an die Pole immer schneller werden, je mehr sie sich den Polen nähern. Aber GEIGEL (1912) machte darauf aufmerksam, daß das ganz und gar nicht zutrifft.

Noch weit schwerwiegender sind jedoch folgende beiden Einwände gegen alle elektromagnetischen Erklärungsversuche. Erstens haben wir „achrome" Spindeln (ZIEGLER 1898, S. 282 ff.), d. h. Spindeln, die sich ganz ohne Chromosomen ausbilden und auf die doch normale Zellteilung folgen kann. Wir hätten also dann nur ein Feld gleicher Ladung vor uns und die Voraussetzung für das Auftreten von „Kraftlinien" fiele also weg (vgl. auch DRIESCH 1906, S. 73). Wenn GALLARDO (1909) solche Spindeln als keine „echten" bezeichnet, so ist dem doch von anderen Zoologen (BALTZER 1911) energisch widersprochen.

Zweitens aber sind des öfteren „Durchkreuzungen" der „Kraftlinien" im Äquator beobachtet worden (MEVES 1897, RŮŽIČKA 1906b, S. 503, BALTZER 1911, BRÜEL 1915). Von botanischen Beispielen kann ich aus eigener Erfahrung die Teilungen der Pollen-Mutterzellen von *Musa* (TISCHLER 1910) anführen, wo solche oft und schön zu beobachten sind. Und diese müssen jeder „bipolaren" Theorie, mag sie „elektromagnetisch" oder „mitokinetisch" sein, den Todesstoß versetzen.

Dieser erste Versuch, die Mechanik der Mitose aufzudecken, wäre also als gescheitert anzusehen, wenngleich wir als positiven Gewinn

---

das Oxychromatin —0,5 Volt, das Centralkörperchen —1,2 Volt, so zwar daß das Oxychromatin anodisch wäre gegenüber dem Centriol, dieses, das gegen Oxychromatin Kathode wäre, immer noch Anode gegenüber Basichromatin, und daß bei der Entladung einer dieser Substanzen das andere seine Polarität ihm gegenüber verändern müsse."

[1]) Wir können darum in unserem Handbuch nur eine kleine Anzahl der diesbezüglichen Arbeiten bringen. Will man Vollständigkeit haben, so vergleiche man die Bearbeitung bei PRENANT (1910).

doch daraus die Erfahrung buchen wollen, daß verschieden starke elektrische Ladungen in der Zelle vorhanden sind und diese bei Bewegungen unter Umständen eine Rolle werden spielen können. Nur konnten sie nicht das Haupterklärungsprinzip abgeben.

Um gleich eine ganz andere Gedankenrichtung anzudeuten, wollen wir uns jetzt jenen Versuchen zuwenden, welche nur den Transport der Chromosomen von der Äquatorialplatte nach den Polen im Auge haben, also die Wanderung der Chromosomen nach dem Äquator hin nicht berücksichtigen. Es wäre ja möglich, daß bei Lösung eines Teils des Problems unsere Aufgabe erleichtert würde. Diese offenbare Einseitigkeit wurde dabei von den Autoren selbst gar nicht immer empfunden. So weit ich sehe, bemängelt sie von neueren Forschern erst wieder FITTING (1919). Aber wir wollen einmal — nun auch bewußt — uns beschränken und zusehen, ob hier wenigstens alles lückenlos zusammenpaßt.

Wir erinnern uns, daß ein Teil der „Spindelfasern" zum mindesten an die Chromosomen ansetzte. VAN BENEDEN (1883) (s. auch VAN B. und NEYT 1887) sprach zuerst die Ansicht aus, daß sie dabei als „Zugfasern" fungieren und unter starker Kontraktion nach den Polen zu die Chromosomen mechanisch bewegen würden. Man hat diese Theorie als „Muskelfadentheorie" bezeichnet, und manche unserer ersten Zoologen haben sich in ihren Bann begeben (TH. BOVERI 1888, FLEMMING 1891a. HAECKER 1899). Bei den Botanikern ist meist eine Modifikation beliebt, die STRASBURGER (1900a, S. 142ff.) vorschlug, der früher (z. B. 1895) sich auch ziemlich rückhaltslos für die Muskelfadentheorie eingesetzt hatte. Es sollten sich die Spindelfasern nämlich nicht kontrahieren, sondern von den Polen her verkürzen und ihre Substanz an das Cytoplasma abgeben. Die Ansicht fand offenbar weiten Anklang, und KÖRNICKE (1903, S. (77)) erklärte sogar, daß „die weitaus größte Zahl der botanischen Cytologen auf dem Standpunkte" stehe, „daß die Chromosomen von den bei Beginn der Spindelbildung sich an sie festsetzenden und als Zugfasern bezeichneten Spindelfasern ergriffen und nach den Polen befördert werden".

Warum das Plasma plötzlich so „gewaltsam" wird und die Chromosomen „anpackt", pflegte meist nicht viel Überlegung zu verursachen. Selten nur, daß man mit einem so kritischen Forscher wie PFEFFER (1904, p. 742) die Möglichkeit erwog, daß es sich bei den gewöhnlichsten Kontraktionen um Zusammenziehungen handeln könne, wie „sie ein Pseudopodium und auch eine gewaltsam zu einem Faden ausgezogene zähflüssige Masse ausführt".

Aber gleich die „Befestigungsstelle" der Spindelfasern, mit der STRASBURGER seine Hypothese verknüpfte, sei es im Plasmoderma, sei es in sonst einem „festeren" Centrum, ist doch wohl in vielen Fällen keine Realität, sondern nur ein Postulat, wenigstens wenn wir nicht eine „Plasmaverdichtung" einführen, die erst im Lichte der später zu besprechenden Vorstellungen von BÜTSCHLI, RHUMBLER und SPEK recht verständlich würde. Häufig ist sicher gerade hierbei höchst unzulässig schematisiert worden. Und erst kritische Forscher des letzten Jahrzehnts, wie LUNDEGÅRDH (1912a, S. 400), zeigten unwiderleglich, daß niemals alle Chromosomen einer Spindel mit typischen Zugfasern versehen sind (man vergl. auch die Fig. 212 und 214), sondern gerade in den bestfixierten Präparaten die Ansätze oft ganz fehlen können.

Damit wurden also BERTHOLDS (1886, S. 202) alte Beobachtungen glänzend bestätigt, nach denen die Zahl der Fasern zu der der Chromosomen in gar keiner Beziehung zu stehen braucht. Weiterhin entsinnen wir uns jener radikalen Fälle (vgl. oben S. 320), in denen überhaupt keine Spindelfasern vorhanden sind und die Chromosomen sich doch richtig bewegen. Ja auch Nucleolen können, falls sie nicht gelöst werden, ebenso wie die Chromosomen den Weg polwärts finden, und hier hat doch noch niemand behauptet, daß sie von Zugfasern gelenkt würden (vgl. z. B. NĚMEC 1904a, S. 713, s. a. oben S. 303).

Indessen kennen wir von der Betrachtung abnormer Mitosen (s. Kap. 7) genug Fälle, in denen mit Abwesenheit einer typischen Spindel auch ein gestörter Ablauf der Chromosomenbewegung verbunden ist. Sowohl bei künstlich induzierter Störung, wie z. B. infolge von Störungen durch Bastardeinfluß, sehen wir dann die Chromosomen ganz unregelmäßig gelagert. Man hat hier den Eindruck, das Cytoplasma wäre „gelähmt" und also doch in irgend einer Weise für den ungestörten Ablauf der Mitose verantwortlich. Aber dieser Einwand trifft gar nicht unsere Analyse. Denn wir wollen ja keineswegs eine ganz „autonome" Wanderung der Chromosomen behaupten, sondern wir wenden uns nur gegen die Existenz von realen, die Chromosomen ergreifenden und sie ziehenden Fasern.

Wie fascinierend aber der von uns bekämpfte Gedanke ist, mag aus der neuesten Arbeit eines so scharfsinnigen Forschers, wie SAKAMURA (1920) es ist, gezeigt werden. Er weist höchst interessant darauf hin, daß selbst bei Nichtausbildung einer normalen Spindel und im übrigen gestörter Chromosomenverteilung die Gruppierung der Chromosomen nach zwei Seiten hin vorgenommen werden kann (1920, S. 40, 70—73, vgl. auch schon W. v. WASIELEWSKI 1904, S. 590, NĚMEC 1904a, S. 703 usw.). Und er fährt logisch fort: „deshalb muß man dabei eine automatische Bewegung der Chromosomen durch andere Mechanismen als Zugfasern annehmen". — Aber dann glaubt er doch wieder, daß „normaler Weise" die Zugfasern die Rolle des Transportes übernähmen.

Und dabei wäre, wenn wir allein das morphologische Bild im Auge haben, doch ebenso gut eine entgegengesetzte Ansicht zu verteidigen, nämlich, daß die Spindel nicht durch einzelne ihrer Fasern ziehend, sondern in ihrer Gesamtheit auseinander s t e m m e n d wirkt. Zum mindesten könnte eine etwaige Zugwirkung von den Polen her durch Stemmwirkungen von innen heraus unterstützt werden. Vor langen Jahren schon haben DRÜNER (1894, 1895) und MEVES (1897, 1899) solche Möglichkeiten erwogen. Namentlich die „Promitosen" mit ihren Karyosomen hat man dafür herangezogen, freilich dabei solche Fälle wohl nicht weiter bedacht, die wir doch auch kennen lernten, bei denen die Teilung im wesentlichen durchgeführt sein konnte, wenn das Karyosom mit der Durchschnürung erst einsetzte. Aber darum könnte in der Tat bei anderen Typen die Stemmwirkung noch ganz zu Recht bestehen, wie z. B. bei den Diatomeen, deren eigenartige „Centralspindel" geradezu solche Annahme herauszufordern schien (LAUTERBORN 1896). Und KÜHN (1917) hat ja (vgl. oben S. 194) ausgeführt, wie dieses Auseinanderstemmen nicht nur den Kern zerteilen könnte, sondern noch auf die Teilung des Cytoplasmas hin sich bemerkbar machen müßte.

Karyosomkerne gibt es ja nun freilich keine mehr bei den weitaus meisten Pflanzengruppen. Doch selbst hier könnte die Spindel noch stemmend wirken. Wir brauchten nur anzunehmen, daß im Äquator dauernd neue Spindelsubstanz gebildet und so durch Wachsen die Chromosomengruppen immer weiter vor sich hergeschoben würden. A. FISCHER (1899, S. 256) und NĚMEC (1900, S. 86, 1904a, S. 714), vgl. auch SCHRAMMEN (1902, S. 93) erwähnen solches bereits, wenn auch NĚMEC betont, daß die Wachstumsrichtung nicht mit der der Chromosomenbewegung übereinstimmt[1]). Auch BONNET (1912b, S. 641) hält das Spindelwachstum als Erklärungsgrund nicht für ausreichend, während umgekehrt wieder GEIGEL (1912) sich dafür einsetzt. Aber SPEK (1918a, S. 18) sagt wohl mit Recht, daß allein durch Annahme von Stemmwirkungen „keine rechte Erklärung des Einschnürungsvorganges bei der Zellteilung" gegeben wird und diese Phänomene doch als einheitliches Ganze zu behandeln sind.

Die Stemmtheorie leidet also bald ebenso Schiffbruch wie die Kontractions- und die elektromagnetische Theorie. Wir sind somit gezwungen, sie alle fallen zu lassen und uns nach einer letzten Erklärungsmöglichkeit umzusehen.

Schon BERTHOLD (1886, S. 202 ff.) bemühte sich die Chromosomenbewegungen während der Kernteilung durch Strömungserscheinungen innerhalb des Cytoplasma zu erklären. Und DE VRIES (1889) weist darauf hin, daß man „die Plasmaströme beim Studium der Zellteilung bis jetzt in unverdienter Weise vernachlässigt" habe. Aber erst, als es BÜTSCHLI (1892, 1893) gelungen war, durch Erregung von Diffusionsströmen in einer Gelatine „künstliche Spindeln" bis zu einem gewissen Grade nachzuahmen, begann man sich ernsthafter mit diesen Gedankengängen zu beschäftigen. In BÜTSCHLIs Falle war es eine „Zugwirkung", die von zwei in der Gelatine eingeschlossenen kleinen Luftblasen ausging, welche die Diffusion in dem Maße ermöglichte, in dem sie sich selbst verkleinerten[2]). Jedoch noch vier Jahre später hatte ein Forscher vom Range A. ZIMMERMANNs (1896) gar nicht die Bedeutung dieser Versuche erkannt und meinte von ihnen nur: „Daß sie jemals für das Verständnis des karyokinetischen Prozesses Bedeutung erlangen sollten, scheint mir nicht wahrscheinlich". Allgemein discutiert wurde die Bedeutung von Diffusionsströmen für die Spindelbildung erst, als RHUMBLER (1896, 1897, 1899) BÜTSCHLIs Gedankengänge wieder aufnahm und A. FISCHER (1899) durch Injektion von Eiweißkörpern in Holundermark bei nachträglicher Fixierung ein sinnfälliges Modell konstruiert hatte (Fig. 221). Dieser ging davon aus, daß die Strahlen als Niederschläge von Strömchen auftraten, die sich infolge des Vorhandenseins von besonderen „Strahlenweckern" gebildet hatten. In der beigefügten Figur

[1]) GURWITSCH (1904, S. 334) weist auf die Zunahme des Turgordrucks in sich teilenden Zellen hin. „Wenn man die gewiß nicht unberechtigte Annahme macht, daß das Plasmagerüst (resp. Kerngerüst) der zur Teilung schreitenden Zelle in der zukünftigen Längsachse der Spindel nachgiebiger als im Querdurchmesser ist, so könnte die Turgorzunahme genügen, um die parallele Längsanordnung der Elemente des cytoplasmatischen resp. des Linin-Gerüstes zu erklären". Von da bis zu einer Aufklärung der Chromosomenwanderung nach den Polen ist aber noch ein weiter Weg.

[2]) Vgl. auch ZIEGLER (1895, S. 82), der darauf hinweist, daß auch bei Strömungen, die nach entgegengesetzten Seiten verlaufen, „ebensolche Figuren" entstehen können, „wie sie die magnetischen Kraftlinien bieten".

war das Bild so zustande gekommen, daß er „2,5% Albumose, leicht sauer, mit 1% Osmiumsäure gefällt“ hatte, und zwar in einer Markzelle, in der noch drei Komplexe von totem Plasma lagen. Von besonderem Interesse ist, daß sich die Strahlen auch typisch „durchkreuzen“. Das war ja der „Stein des Anstoßes“ für die elektromagnetischen Theorien gewesen. A. FISCHER ging nun in seiner Auswertung dieser Versuche sicherlich zu weit. Er meinte nämlich, daß die Diffusionsströme unter allen Umständen erst durch die Fixierungsmittel hervorgerufen werden und damit keinerlei Realität in der lebenden Zelle beanspruchen dürfen. Der „Strahlenwecker“ („Kernrest“) soll dann immer so wirken (S. 218), „wie ein Staubteilchen, das eine übersättigte Salzlösung zur Kristallisation treibt . . . Proportional seiner Konzentration und entsprechend seinem relativen Diffusionscoefficienten wird . . nach einem gewissen, sehr kleinen Zeitraum das Fixierungsmittel in starker Verdünnung den Kernrest erreichen. Diese erste Verdünnung ist noch zu gering, um eine chemische Fällung hervorzurufen. Immer neue Mengen des Fixierungsmittels diffundieren herbei, und endlich ist auch in unmittelbarer Berührung mit dem Kernrest die Fällungskonzentration erreicht. Diese tritt natürlich zuerst an der Zellwand ein und schreitet auf dem Radius centripetal oder treffender „kernwärts“ vor. Sobald die Fällungskonzentration den Kernrest erreicht, also die der Fällung vorangehende Übersättigung eingetreten ist, wirkt nun der Kernrest als heterogener Körper, und die Ausfällung beginnt. Sie läuft nun, da nach der Wand zu auf dem ganzen Radius bereits die Übersättigung vorher eingetreten war und es nur eines äußeren Anstoßes zur Fällung bedurfte, in kurzer Zeit zur Zellwand zurück. Die Strahlen wachsen in der Tat auch vom Kernrest gegen die Peripherie, nicht umgekehrt.“ Eine Grundbedingung, daß dieses Ausfällen so vor sich geht, ist endlich noch die, daß „das Fixierungsmittel bereits am Kernrest in fällungskräftiger Konzentration angelangt ist, bevor die Reaktion zu Ende geht“.

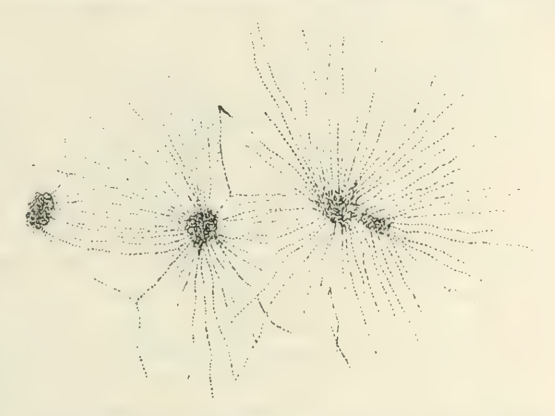


Fig. 221. Nachahmung karyokinetischer Figuren in Holundermark. Vergr. 400. (Nach A. FISCHER.)

Und doch dürfen wir A. FISCHERS verführerische Modelle nicht ohne weiteres zur Erklärung der Spindelfigur verwerten, wenigstens nicht in sofern, als wir daraus folgern dürfen, daß alle Spindelfasern nur durch das Fixierungsmittel hervorgerufen werden. Denn warum sind (NĚMEC 1900, S. 41, 1904a, S. 725ff.) in zweikernigen Zellen nur die „zusammengehörigen“ Tochterkerne durch Strahlen verbunden, und warum bilden sich keine Strahlen zwischen den beiden Paaren aus? Wenn die vier Tochterkerne einfach nur als „Strahlenwecker“ fungieren, wäre nicht einzusehen, warum nicht alle vier untereinander so verbunden sind wie die drei Komplexe in Fig. 221.

Wir haben wieder vielmehr die alte (s. S. 58) Folgerung zu ziehen. Weil Fällungsreaktionen zwischen Eiweißlösungen und Fixierungsflüssigkeit eintreten können, brauchen doch nicht alle Niederschläge artifiziell zu sein, denn es gibt auch Reaktionen in der lebenden Zelle, durch die bereits ähnliche Fällungen notwendig bedingt sind (BERG 1903, 1905). Und daß innerhalb der Diffusionsströme auch Differenzierungen in Form von „echten individualisierten Fasern" möglich sind, ist ebenso die Ansicht von GURWITSCH (1904, S. 321). Wir folgerten es ja auch aus der Interaktion zwischen Karyolymphe und Cytoplasmasol. Und wir drückten uns hier so aus, daß wir sagten, das Fixierungsmittel könnte diese Fällung vielleicht nur „unterstreichen". Zu erklären bleibt dann nur noch, wieso die Diffusionströme nunmehr „bestimmt gerichtet werden". Anfangs gehen sie wohl nach allen Seiten aus dem Kern heraus, hier überall „Fäserchen" erzeugend. Aber das bleibt nicht so. Denn nun tritt „BÜTSCHLIS Modell" mit entsprechender Korrektur für die lebende Zelle in Kraft. Eine Korrektur wurde nämlich von RHUMBLER u. GURWITSCH angebracht (S. 320), derart, daß sie ein Wachstum resp. eine Verquellung des Centrosoms (resp. in unserem Falle der cytoplasmatischen Verdichtungen) postulierten. Denn ein Diffusionsstrom im Plasma an sich kann noch keinen Zug erzeugen, sondern dieser wäre nur denkbar, wenn die Plasmaspumoide unter Verringerung des „Wabenvolums" sich kontrahierten. Und dies wieder würde hervorgerufen, wenn sie Wasser an die Spindelpole zum Wachstum oder zur Verquellung abgeben könnten.

Auch SCHLÄPFER (1906) führte aus, wie die „periodische Entleerung" der Karyolymphe aus dem Nucleus die Möglichkeit von Diffusionsströmen in der Zelle bedingt. Darauf aber, daß mit solchen elektrische Lokalströme Hand in Hand gehen, weist BERNSTEIN (1912, S. 187—196) mit Nachdruck hin. Bis jetzt haben wir ja immer nur von der Entstehung der Spindelfasern gesprochen, aber noch nicht erörtert, ob sie für die Chromosomenbewegung notwendig sind. GURWITSCH (1904, S. 320) hatte z. B. noch gefragt, ob nicht womöglich die gesamten Spindelfasern nur „Begleiterscheinungen bestimmter stofflicher Wanderungen bei der Mitose" seien. BERNSTEIN versucht nun die Chromosomenbewegung innerhalb der vorhandenen Strömungen als eine „Elektrokinese" aufzufassen. Ermöglicht würde diese infolge des Vorhandenseins von Elektrolyten in der Zelle und der einseitigen „Ladung" der Chromosomen. Davon hörten wir ja bereits oben (S. 338). Aber auch BERNSTEIN kann noch nicht die Umkehr der Chromosomen, anfangs nach der Äquatorialplatte hin, später von ihr weg nach den Polen, mit seiner Theorie erklären[1]). Darum gehen wir nicht näher auf die Einzelheiten ein.

Wir werden wohl gut daran tun, uns BRÜELS (1915) nüchternen Worten anzuschließen. Auch er sieht es als gegeben an, daß Diffusionsströme und daneben elektrische Potentialdifferenzen innerhalb der Zelle infolge der ungleichen Wanderung der Ionen zustande kommen, die wieder mit der Semipermeabilität der „Grenzschichten" zusammenhängen. „Eine spezialisierte Hypothese besteht indessen noch nicht; sie wäre wohl auch verfrüht."

[1]) NATHANSON (1919, S. 316) ist hingegen schon jetzt überzeugt, daß BERNSTEINS „Elektrokinese" „den physikalischen und physiologischen Tatsachen besser gerecht wird als andere Theorien".

Neuerdings hat endlich SPEK (1918a) noch die BÜTSCHLIschen „Diffusionsströme" zur Erklärung herangezogen. Er weist (S. 13) darauf hin, daß alle Emulsionen bei zunehmender Konzentration eine Volumkonzentration erleiden. Und an der Hand QUINCKEscher Zahlen zeigt er, wie bei Erhöhung der Konzentration der Lösung um je 10% die Dichte $\left(= \frac{\text{Gewicht}}{\text{Volum}}\right)$ nicht proportional, sondern in stärkerem Maße zunimmt. Wenn also dem Plasma lokal ein bestimmtes Volum Wasser entzogen wird, so muß eine „absolute Volumverminderung in dem lokal begrenzten Bezirk" entstehen. Ähnlich wie BÜTSCHLI, RHUMBLER und GURWITSCH sieht er also nicht die Spindelfasern selbst einen Zug ausüben, sondern in ihnen nur den Ausdruck eines „polaren Zuges". Aber auch SPEK ist sich darüber klar, daß wir von einer wirklichen Erklärung der Chromosomenbewegung noch weit entfernt sind, wenigstens gilt das immer wieder für die erste Phase, die Wanderung in den Äquator. Hier ist ja eine Spindel bereits in Bildung begriffen, und Zugwirkungen nach den Polen haben wir noch keine. Weiterhin haben wir mit der Annahme von Diffusionsströmen noch keine Erklärung für die Verknüpfung der Zellteilung mit der Kernteilung. Zum mindesten bedarf es hier eines neuen Momentes[1]).

BÜTSCHLI (1876, S. 415) hat wieder als erster auf die Veränderungen der Oberflächenspannung hingewiesen, die dadurch zustande kommen könnten, daß Diffusionsströme nicht nur nach den Spindelpolen, sondern auch von da nach der Zellperipherie gehen. Wird dadurch eine erhöhte Oberflächenspannung in der Äquatorialebene der Zelle[2]) hervorgerufen, so müßte hier eine Einschnürung und schließlich eine völlige Durchschnürung die Folge sein, wie wir es bei vielen Thallophyten (Kap. 4d) kennen lernten. Außer GURWITSCH (1904, S. 328), MACALLUM (1910, S. 500) und MAC CLENDON (1912, S. 158) hat namentlich SPEK (1918a) diesen Gedanken dann weiter verfolgt. Es gelang ihm zunächst eine Nachahmung im physikalischen Experiment, als er bei Öl- und Quecksilbertropfen, die in Wasser schwammen, die Oberflächenspannung an zwei gegenüberliegenden Polen verminderte. Vor allem aber war es ihm möglich, die axiale Strömung nach den „Ausbreitungscentren" mit erniedrigter Spannung und den „Ausbreitungsstrom" an der Zellperipherie auch an lebenden Objekten (in erster Linie an sich furchenden Nematoden-Eiern) wahrzunehmen. Die typischen Verlagerungen des Zellinhalts ließen sich auf solche gesetzmäßigen Plasmaströme zurückführen[3]). Für die höheren Pflanzen können wir indes diese Vorstellungen nicht ohne weiteres verwerten.

---

[1]) Vgl. auch die Ausführungen von SHARP (1921, S. 183) und die hier angeführte neuere zoologische Literatur.

[2]) Die Ansicht von T. B. ROBERTSON (1911), nach der gerade in der Äquatorialebene eine verminderte Oberflächenspannung anzunehmen wäre, ist wohl irrig. Diese Verminderung sollte durch die Bildung einer „Cholinseife" als Nebenprodukt der Nucleinsynthese erreicht werden.

[3]) Man denke auch an ZIEGLERs (1898, 1903) ältere Beobachtungen an den sich durch einseitige Einschnürung furchenden Eiern von Beroë. Der sonderbare Teilungsmodus hängt hier von einer eigentümlichen sich allmählich ansammelnden Anhäufung hyaliner Plasmaschicht an bestimmter Stelle der Eioberfläche ab. Durch ihre bedeutende Kohäsion erreicht sie eine immer tiefer gehende Einschnürung, die von außen nach

Werden nun diese veränderten Oberflächenspannungen auch auf den Zellkern irgendwelchen Druck auszuüben vermögen? Mir ist es sehr fraglich, ob dieser so stark werden kann, daß er gewissermaßen mechanisch auf die Konfiguration der Spindel zurückwirkt. Die Vorstellungen CHODATS (1907a), wonach die im Cytoplasma gelegenen Vakuolen, die den Außendruck doch zuerst empfinden müßten, die Spindel mechanisch beeinflussen, haben wohl nur noch historisches Interesse. Aber auch LUNDEGÅRDHS (1912a, S. 413, 442) Meinung, daß umgekehrt von den Polen her ein stärkerer Druck einwirke und dadurch die Chromosomen anfangs äquatorialwärts gelagert würden, ist unbewiesen und unerklärlich. Von seitlichen Druckwirkungen, die im Zusammenhang mit den axialen Diffusionsströmen weit eher verständlich erscheinen, sprechen GRÉGOIRE und BERGHS (1904) bei der Mitose von *Pellia.* Und ebenso lassen sich die Versuche von KNY (1896, 1901) und NĚMEC (1899a c d) für solche verwerten, wonach bei Zellteilung sich die „Scheidewände in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges stellen", d. h. aber, daß die Kernspindeln sich in die Richtung des Zuges und senkrecht zum Drucke einstellen. Wenn der Druck also seitlich käme, müßte die Spindel sich in die Längsachse der Zelle stellen, wie es tatsächlich geschieht. Aber einmal konnte ein so guter Beobachter wie HOTTES (1901) diese Resultate nicht bestätigen (vgl. auch HABERLANDT 1921, S. 37). Und nach H. WINKLER (1913, S. 651) beweisen alle derartigen Versuche überhaupt nichts für die unmittelbare Beeinflussung der Spindelstellung. Denn es könnten nur irgendwelche „polare Differenzen im Plasma der Zelle geschaffen werden, die ihrerseits die Einstellung der Teilungsspindel bedingen" (vgl. ferner A. ZIMMERMANN 1896, S. 87). Darum können wir auch mit den Angaben, welche besagen, wie die Spindelstellung durch das Licht oder gewisse chemische Stoffe[1]) unmittelbar beeinflußt werden kann (STAHL 1885, ROSENVINGE 1888a, 1889, FARMER u. WILLIAMS 1898, H. WINKLER 1900, KNY 1901, PEIRCE 1906, KÜSTER 1906b, KNIEP 1907, HURD 1920), noch nicht allzu viel anfangen. Immer wird wohl erst das Cytoplasma „polarisiert" und damit die Teilungsrichtung des Kerns festgelegt (vgl. auch HABERMEHL 1909).

Diese Polarisierung läßt sich vielleicht einmal chemisch verstehen, wenn wir an die neuesten Erfahrungen HABERLANDTS (1921, S. 37) denken. Er konnte nämlich an leicht verwundeten Infloreszenzachsen von *Pelargonium zonale* zeigen, daß hier die Diffusionsrichtung der Wundhormone (s. oben S. 239) von entscheidendem Einfluß ist. Und

innen vorschreitet. Und auch bei Seeigeleiern (1903) konnte an den Stellen, an denen die Zellteilung begann, die Bildung einer besonderen „Außenschicht" beobachtet werden, die durch „Zuströmen des Plasmas" zu erklären war. Auf die Wichtigkeit derartiger „semisolider" Massen macht ebenfalls neuerdings SHARP (1921, S. 189) mit Nachdruck aufmerksam.

[1]) Von der Ansicht, daß speziell die Schwerkraft weitgehenden Einfluß auf die Stellung der jungen Wände haben könne, die W. HOFMEISTER (1868, S. 579ff.) vertrat, ist man bald abgekommen (vgl. schon LEITGEB 1878 [mit Einschränkung], 1879, HEINRICHER 1888, A. ZIMMERMANN 1896, S. 85; hier Résumé). MAC MILLAN (1898) läßt die Beeinflussung, indes wohl mit Unrecht, für gewisse Typen zu. Höchstens kann man die Schwerkraft in dem Sinne als verantwortlichen Faktor heranziehen, als bei geotropischen Reaktionen Kern- und Zellteilungen an bestimmter Stelle ausgelöst werden (vgl. dazu RICÔME 1920).

zwar suchte sich die Kernspindel so einzustellen, daß sie parallel zur Diffusionsrichtung stand. Wurden die genannten Stoffe durch Abspülen entfernt, so war auch die Spindelstellung unregelmäßig. Doch bahnt sich wirkliche Erkenntnis hier erst in Zukunft an. Zurzeit sind wir im Grunde über alle diese Fälle nicht besser unterrichtet, als über die, welche wir nur „phylogenetisch“ zu verwerten gewohnt sind.

Warum stellen sich z. B. bei nahe verwandten Basidiomyceten die einen Spindeln in den Basidien längs, die anderen quer (JUEL 1898, 1916, MAIRE 1902 usw.)? Warum teilt sich das befruchtete Ei oft in typisch differenter Weise auf, indem die ersten Wände normal eine „ganz bestimmte“ Stellung einnehmen (MAC MILLAN 1898)? Warum stellt sich in jungen Endospermen ohne „nucleären“ Embryosackwandbeleg in manchen Pflanzenfamilien die erste Spindel gegen die Regel in die Quer- und nicht in die Längsachse ein, so daß das Endosperm längs- und nicht quer geteilt wird (so für die Compositen LAND 1900, SCHNARF 1919, DAHLGREN 1920 und für *Adoxa* LAGERBERG 1909)? Wir wissen es nicht.

Streifen können wir auch nur die Fälle, in denen die Kernspindel sich schief in der Zelle einstellt und während ihrer Entwicklung Drehungen in der einen oder anderen Richtung erhält (SCHOTTLÄNDER 1892, E. WILDEMAN 1893, BELAJEFF 1894a, NĚMEC 1897, DĚBSKI 1897, MIEHE 1899, GIESENHAGEN 1905, 1909, STRASBURGER 1908a, HABERMEHL 1909 usw. usw. bis auf SUESSENGUTH 1920). Oft scheinen hier rein mechanische Gründe maßgebend zu sein: die Spindeln „haben nicht Platz“ sich in gewohnter Weise zu orientieren. Von Interesse sind uns solche Beispiele insofern, als sie zeigen, daß die „Spindelsubstanz“ als ganzes eine größere Starrheit besitzt als man bei einem Gebilde mit „Strömungserscheinungen“ vermuten sollte. Indes hörten wir ja, daß die periplastische Masse dem spumoiden Cytoplasma gegenüber von Anfang an mehr wie eine „gelatinöse Substanz“ wirkte.

Von dieser Starrheit überzeugten sich auch MOTTIER (1899, S. 338) und ANDREWS (1915, S. 248), als sie sahen, wie beim Zentrifugieren die ganze Spindelfigur ohne Zerstörung ans Zellende geschleudert werden konnte, höchstens wurde sie (in den Wurzelspitzen von *Vicia* und *Zea*) etwas „verbogen“. Schon LAVDOWSKY (1894, S. 421) hatte auch gefunden, daß aus Schnitten isolierte Mitosen in der umgebenden Präparationsflüssigkeit als ganzes flottierten und selbst ein stärkerer Druck auf das Deckglas sie nicht deformierte. Und ähnliches hatte GATES (1912, S. 1002) wahrgenommen.

Alle diese Beobachtungen über die relative Starrheit der Spindeln können ebensowenig etwas für wie gegen unsere obigen Gedankengänge bezüglich des Zustandekommens vermittelst Diffusionsströmen aussagen. Ja, auch der Einwand von NĚMEC (1904a), daß diese Theorien deshalb abzulehnen wären, weil bei platzenden Kernen die Fixierungsmittel keine ähnlichen Strukturen erzeugten, kann nicht zu einem Gegenbeweis dienen. Denn es handelt sich ja hier nicht nur um die „dünnflüssige“ Karyolymphe, die herausströmt, sondern um den gesamten zähen Kerninhalt. Dieser aber wird sicher so langsam diffundieren, daß er a tempo als ganzes fixiert wird. Es ist also nicht das gleiche wie bei der ersten Differenzierung der Polkappen im normalen Geschehen.

So unbefriedigend unser Gesamtresultat auch noch ist, wir glauben doch in etwas weitergekommen zu sein, indem wir wie die mittel-

alterlichen Philosophen (und die modernen Floristen) „per exclusionem“ alles entfernt haben, was unbedingt in eine Sackgasse geführt hat. Die Grundlage der Diffusionstheorie ist wohl gesund. Und wenn wir von den chemischen und elektrochemischen Umsetzungen während jeder Kernteilung erst mehr wissen, werden wir gewiß auch klarere Hypothesen aufstellen können. Schon jetzt erlauben uns diese Gedankengänge an die Strömungserscheinungen anzuknüpfen, die außerhalb der Spindel in der sich teilenden Pflanzenzelle wahrzunehmen sind. BERTHOLD (1886, S. 187) führte zuerst für *Tradescantia* aus, wie hier im peripheren Plasma nach der Äquatorialebene zu zahlreiche Stärkekörnchen passiv hingeführt werden. Wir hörten ja oben, daß eine Oberflächenströmung, die für die Zellteilung entscheidend wird, in gleicher Richtung anzunehmen ist. Auch von anderer Seite sind solche Strömungen und Verlagerungen bestätigt, ohne daß sie freilich immer in gleicher Stärke sichtbar zu werden brauchen (s. a. LUNDEGÅRDH 1912a, S. 477). Eine „Eigenbewegung“ der Chromosomen könnte auch da, wo ausgeprägte Spindeln fehlen (vgl. oben S. 320), vermieden werden, wenn wir es nicht vorziehen, „chemotaktische“ Reizung zur Erklärung mit heranzuziehen (LUNDEGÅRDH 1913b, S. 34). Infolge des starken Stoffwechsels in den sich teilenden Zellen könnten ja an den Spindelpolen sich irgendwelche Substanzen ansammeln, die solche Bewegung auszuüben vermögen. Von einer Chemotaxis des ganzen Zellkerns haben wir uns überzeugt (s. S. 172); damit dürfte auch eine solche seiner Teile in den Bereich der Diskussion zu ziehen sein.

g) Die Verknüpfung der Mitose mit der Zellteilung

Inhalt: Anlage der jungen Zellwand innerhalb der Spindelfigur. Spaltung der jungen Plasmaplatte. Die Frage nach der „Mittellamelle“. Der Transport von Nährstoffen nach der jungen Membran. Die Verschiebung der Zellwandbildung nach einem Kernpol hin. Abweichende Anlage der Zellwände. Transitorische Platten. Beobachtungen an lebenden Zellen. Lage der jungen Zellwand in der Zelle. Polaritätsfragen.

Wir haben des öfteren darauf hingewiesen, daß abgesehen von „abgeleiteten Fällen“ bei den höheren Pflanzen eine feste Verknüpfung zwischen Mitose und Zellwandbildung besteht.

Ungefähr zu der Zeit, in der die Chromosomen an den Spindelpolen angekommen sind, zeigt sich beiderseits etwas unterhalb wie etwas oberhalb der alten Äquatorialebene eine Art „Querzonenbildung“ innerhalb der Spindel (WENT 1887), hervorgerufen durch eine scheinbare Verdickung der Fasern. Die Äquatorgegend selbst bleibt noch „hell“, d. h. unverändert. Bald darauf ist dagegen gerade diese letztere die „dunkelste“, und man kann hier eine starke Zunahme der Fasern wahrnehmen. STRASBURGER (1895, 1898), TIMBERLAKE (1900), KÖRNICKE (1903, S. 79)), GRÉGOIRE und BERGHS (1904), YAMAHA (1920) u. a. meinen, daß es sich dabei um „Längsspaltungen“ der vorhandenen handele. Das scheint mir zweifelhaft zu sein. Ebenso könnten Ausfällungen ganzer Fasern zustande kommen. Jetzt baucht sich auch die junge Figur nach den Seiten aus. Ihr „Turgor“ dürfte stark zunehmen. Wir haben für die so veränderte Spindel das Wort „Kerntonne“ kennen gelernt. Zählungen ergaben (STRASBURGER 1888, S. 169), daß z. B. für *Lilium* jetzt „Hunderte von Fäserchen“ zu sehen waren, während kurz vorher höchstens ein Dutzend sich erkennen ließ. Oft hat man sich auch dar-

über gestritten, ob es sich hier noch um dieselben Fasern handeln könne wie während der Metaphase. Entgegen STRASBURGER möchte ich lieber mit STOMPS (1910) so formulieren, daß aus der Spindelsubstanz sich stets aufs neue feine Fäserchen ausscheiden (vgl. auch bereits die ziemlich radikalen Ausführungen von SIJPKENS 1904). Wir haben dafür noch einen besonderen Grund. Während die pro- und metaphasische Spindel lebend niemals faserige Differenzierungen erkennen läßt, wird das jetzt

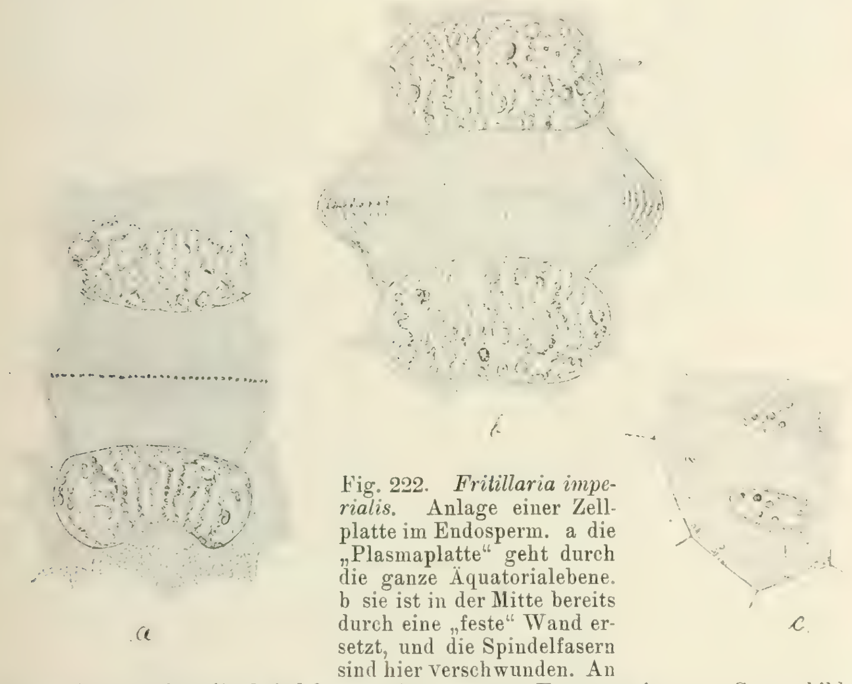


Fig. 222. *Fritillaria imperialis.* Anlage einer Zellplatte im Endosperm. a die „Plasmaplatte" geht durch die ganze Äquatorialebene. b sie ist in der Mitte bereits durch eine „feste" Wand ersetzt, und die Spindelfasern sind hier verschwunden. An den Rändern wächst die Spindel unter Anlage neuer Fasern weiter. c Gesamtbild der Zelle mit der wachsenden Membran; rechts ist der Anschluß an die alte Zellwand erreicht. a und b Vergr. 1000. c Vergr. 240. (Nach STRASBURGER.)

anders: Von TREUB (1878) bis auf C. H. FARR (1918, S. 382) ist immer wieder betont worden, daß man hier in der Tat an günstigen Objekten auch lebend feine Streifen sehen könne (vgl. z. B. unsere Fig. 213b).

Eine direkte Einwanderung von Cytoplasma in den „Phragmoplasten", wie ERRERA (1888, S. 397) die „Kerntonne" noch getauft hat, findet entgegen BERTHOLD (1886, S. 187) sicherlich nicht statt (vgl. bereits WENT 1887, S. 253 und ZACHARIAS 1888a). Die Spindelsubstanz erscheint vielmehr gegen das Cytoplasma scharf abgegrenzt. Aber daß dessen Dispersionsmittel dabei mitwirkt, möchte ich doch wohl annehmen, da mir sonst die Turgorerhöhung wie die Zunahme der Fäserchen nicht recht verständlich ist. Auch LUNDEGÅRDH (1912a, S. 479) spricht wenigstens von einem Entmischungsvorgang des Cytoplasma, wobei die hier aufgeschwemmten Körper und Tröpfchen entfernt werden.

Kurze Zeit später sieht man in der dunkleren Äquatorialzone (Fig. 222a) eine auch im Leben kenntliche Ansammlung von kleinen

dunklen Körperchen, die meist kugelig, aber auch zuweilen von anderer Form sein können. Die allgemeine Annahme, die seit STRASBURGER (1882a) von den meisten Autoren bis hin zu YAMAHA (1920) vertreten wird, ist die, daß es sich hierbei um „verdickte Knötchen“ der Spindelfasern handele. ZACHARIAS (1888a, Sp. 56) war dem wohl zuerst entgegengetreten, wenn wir nicht schon auf die noch älteren Daten von TREUB (1878, S. 18) zurückgreifen wollen, wonach kleine lebhaft bewegte Körnchen von außen einwandern. Dies ist wohl zuweit gegangen. Aber eine Ausscheidung unabhängig von den Fasern erscheint mir zum mindesten ebenso wahrscheinlich wie die Bildung im unmittelbaren Anschluß an sie[1]. Ich halte indes die Frage noch nicht für absolut geklärt.

Vielleicht können Erfahrungen an bestimmten „Modellen“ hier am ehesten weiterführen. TRAUBE (1919) zeigte z. B. neuerdings, daß man „Diffusionserscheinungen“ dafür verantwortlich machen kann. Er ließ einen „Gipsbreiklecks“, der mit einer Lösung von Eisenchlorid getränkt war, in der Richtung nach einem mit Ferrocyankalium getränkten Gipsbrei diffundieren. Wo sich die Diffusionsströme in entgegengesetzter Richtung trafen, entstanden eigenartige Strukturen, die einer ebengeschilderten „Platte“ nicht unähnlich sahen. Setzt man an Stelle der Gipsbreikleckse die Zellkerne, so müßten Diffusionsströme, die von ihnen ausgehen, ähnlich wirken. „Die Trennungsfläche der Zellen ist alsdann eine neugebildete Oberfläche, in welcher sich nach GIBBS' Prinzip oberflächenaktive Stoffe ansammeln und zur Membranbildung Veranlassung geben können.“ Im Modell sind nur die Kerne „qualitativ“ verschieden und die Diffusionsströme auch. Das ist für die Zelle nicht gut anzunehmen. Verwertbar wird es wohl nur deshalb, weil es uns verständlich machen kann, wie durch die Strömungen eine Anschwemmung oberflächenaktiver Stoffe in der Äquatorialzone möglich wird. Und man erinnere sich nun auch unserer Ausführungen (auf S. 345), wo wir hörten, wie durch periphere Diffusionsströme eine erhöhte Oberflächenspannung im Zelläquator eintreten kann und von außen nach innen die Durchschnürung der Zelle fortschreitet. Solches hatten wir ja bei vielen Thallophyten kennen gelernt. Für die höheren Pflanzen können wir nicht so folgern. Aber wenn wir die Diffusionsströme, die nach dem Äquator verlaufen, auf die Phragmoplasten beschränkt sein lassen, würden wir hier innerhalb dieser eine ähnliche Spannung erzeugen und damit die Vorbedingung für eine Zerteilung haben. Wir hätten so die beiden verschiedenen Typen doch wenigstens unter gleichen Gesichtspunkt gebracht und könnten von hier aus auch am ersten die „Zwischentypen“, wie sie z. B. bei der Teilung von Sporen-Mutterzellen uns entgegentraten (vgl. oben S. 204), einmal verstehen. Wirkliche Klarheit ist zunächst damit noch nicht gewonnen. Es handelt sich wohl erst einmal darum, loszukommen von der Vorstellung der „festen“, ziemlich „unmotiviert“ wachsenden Platte innerhalb der Spindelfigur.

Unsere Figur 222 zeigt uns, wie die junge „Plasmaplatte“ durch immer stärkere Ausbauchung der Spindelfigur „succedan“ nach außen

---

[1]) Die Vorstellung von HANSTEEN-CRAMER (1919, S. 390), daß diese „lichtbrechenden Körner“ aus Lipoiden bestehen, welche Zucker führen und diesen dann als Baumaterial an die junge Zellwand abgeben, ist wohl kaum genügend geprüft.

wächst. Hand in Hand geht damit die Ausscheidung von Cellulose und damit die Anlage einer wirklichen neuen Zellwand. Ist die Plasmaplatte bald in Kontakt mit beiden Seitenwänden gekommen, so kann die Zellwandbildung auch simultan vor sich gehen. Der Fall liegt nun ganz ähnlich wie bei den entsprechenden Fällen für die Thallophyten. TREUB (1878), später auch STRASBURGER (1898) bewiesen, daß sich dabei die Plasmaplatte in ihrer Mitte spalten kann und die neue Zellwand in diesem Spalt angelegt wird. Das ist seitdem oft genug bestätigt worden (s. z. B. TISCHLER 1900, TIMBERLAKE 1900, CH. E. ALLEN usw.). Ein zweiter, anfangs für unwahrscheinlich gehaltener Typ kann wohl daneben auch vorkommen (POSTMA 1909), wonach die Abscheidung der Cellulose in einzelnen „Körnchen“ vor sich ginge und diese dann miteinander verkleben könnten. So kamen die „Cellulosebalken“ (s. oben S. 164) zustande. DAVIS (1905, S. 462) führt aus, wie bei dem sicherlich hauptsächlich vorhandenen ersten Typus die Celluloseabscheidung in einem Spalt auf einer „cleavage along a very thin flat vacuole“ beruhe, „so that the process in its essential characters is the same as cleavage through a series of vacuoles. Thus cleavage by the cell plate is possibly an outgrowth from that phase of cleavage by constriction in which the extensive fusion of vacuoles determines the planes of separation“ (vgl. oben S. 197).

Sowie erst die Wand sich auszubilden begonnen hat, hören hier die „Fäden“ des Phragmoplasten auf. Das deutet darauf hin, daß die Diffusionsströme mehr nach der Peripherie der ganzen Figur hin verlegt sind. Die junge Wand kann, braucht aber nicht immer das zu sein, was wir bei den „ausgewachsenen“ Wänden „Mittellamelle“ nennen. CH. E. ALLEN (1901) weist darauf hin, daß diese Schichten der Membranen nicht immer die gleiche Geschichte hinter sich haben. Denn die Mittellamelle kann auch einem späteren Differenzierungsprozeß innerhalb der Wand ihre Entstehung verdanken. Er betont ihren „plastischen“ Charakter. Das würde aber im Zeitalter der Colloidchemie nur bedeuten, daß die colloiden Phasen der jungen Wand sich weitgehend entmischen können, nachdem einmal infolge der Menge der in die Wände eingetretenen Stoffe in sehr ausgesprochenem Maße ein „mehrphasiges System“ zustande gekommen ist. Und wenn in einigen (nicht in allen!) Fällen ausdrücklich von einer Spaltung der ursprünglichen Zellmembran und einer Ausscheidung einer „Zwischensubstanz“ („exsudation of a pectic fluid“, die nachher in unlösliche Pectate umgeformt wird) in den Spalt hinein die Rede ist, so würde es sich hier eben um eine extreme Entmischung handeln.

Gerade das succedane Wachstum der jungen Zellmembran von innen nach außen läßt die Wandbildung bei den höheren Pflanzen denen der meisten Thallophyten entgegengesetzt erscheinen. Aber wir hörten ja oben schon (Kap. 4d), daß die Übergänge nicht so schroff sind, als man das in landläufiger Schematisierung meist annimmt. In Zellen, deren Kern wandständig liegt, hat TREUB (1878) zuerst festgestellt, daß die junge Zellplatte (Fig. 223) einseitig an dem freien Rande weiterwächst, bis sie auch hier den Rand der Zelle erreicht. Die neu eingeschalteten „Fasersysteme“ brauchen dabei nicht bis zu den Tochterkernen zu reichen. Und das ist seitdem vielfach bestätigt worden (s. a. SHARP 1921, S. 176). Eine kausale Erklärung dafür haben

wir nicht. TIMBERLAKE (1900) machte bereits vor Jahren die Kerne als „the centers of the metabolic processes, concerned in the production of the kinoplasm" verantwortlich. Und wenn wir das letztgenannte Wort auch ablehnen, da es leicht die Feststellung einer gesicherten Erkenntnis über die Natur der secernierten Stoffe vortäuscht, so können wir TIMBERLAKES Satz beipflichten. Wohl zu unterscheiden davon ist der Zustrom von Kohlehydraten aus der Umgebung und die Notwendigkeit einer Anreicherung mit diesen im Cytoplasma, die so häufig bei Celluloseabscheidungen beobachtet wird (TISCHLER 1899, 1901a, TIMBERLAKE 1900 usw.). Diese würden nur als „Rohmaterial" von den seitens des Kerns produzierten „Gestaltungsstoffen" benutzt werden. In solchem Sinne könnten vielleicht auch die Eiweißstoffe der „extranucleären" Nucleolen Verwendung finden, wie das LONGO (1899a) aus ihrer Stellung erschließen möchte. Über die echten Nucleolen der Kerne hatte STRASBURGER ja, wie wir hörten, schon ähnliche Vorstellungen ausgesprochen: sie sollten überhaupt für alles „Kinoplasma" aufgebraucht werden (s. oben S. 324).

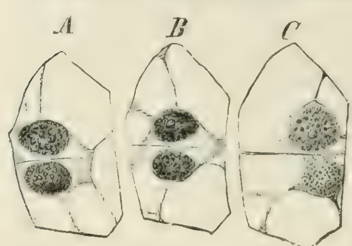


Fig. 223. *Epipactis palustris*. Drei Stadien succedaner Zellteilung nach lebendem Material gezeichnet. (Nach TREUB aus WARMING-JOHANNSEN).

SCHÜRHOFF (1906, S. 370) zeigte, daß in den relativ seltenen Fällen, in denen eine bereits ausgewachsene Mark- oder Rindenparenchymzelle wieder in Teilung tritt (so bei regenerierenden Stecklingen von *Populus*), der Kern auch in der Mitte der Zelle liegen kann und daß dann nach beiden Seiten von dem sich ausdehnenden Phragmoplasten ununterbrochen „periphere Cytoplasmafäden" neugebildet werden und die wachsende Zellplatte begleiten.

Während hier schließlich ein Anstoßen an die Seitenwände wie in TREUBS Falle erfolgt, kann durch eine „ringförmige" Anordnung der neuen Spindelfasern aus dem Innern der Mutterzelle eine Art „Kugelform" herausgeschnitten werden. Solches beschrieb BAILEY (1919, 1920a u. b) für die Teilungen im Cambium von Gymno- wie Angiospermen. Und solches sahen BEER und ARBER (1919) in mehrkernig werdenden Zellen beliebiger Pflanzen. Aus den Phragmoplasten wird dann eine „Phragmosphäre" (Fig. 224, vgl. oben S. 209ff.), welche die beiden Tochterkerne in eine gemeinsame Hülle einschließen. Dabei können besonders starke „Verdichtungen" [1]) an den wachsenden Rändern zu sehen sein, so daß dadurch das ganze Bild in charakteristischer Weise beeinflußt wird.

Würden sich nun die „hollow spheres" mit Zellmembran umgeben, so hätten wir den Anschluß an die „freie Zellbildung", von der

[1]) Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß bereits LAVDOVSKY (1894) und PRENANT (1897) auf solche eigentümliche „Verdichtungen" an der Grenze der Phragmoplasten hinwiesen, was auf stärkere „Ausfällungen" hier schließen ließ. Auch NĚMEC (1898a, S. 575) gibt an, daß er bei der Teilung im Pollenkorn von *Fritillaria* eine „Zellplattenbildung beobachtet habe, die in der Mitte zwischen der typischen und um einen selbständigen Kern frei entstehenden steht". Der mittlere Teil der neuen Zellwand bildete sich hier nach der ersten Kernteilung aus den die beiden Tochterkerne verbindenden Fasern, der periphere Teil jedoch durch Knötchenbildung an Fasern, die frei von dem generativen Kerne ausstrahlten.

wir oben sprachen (S. 210). Hier aber bilden sie sich wieder ganz zurück. Die etwa angelegten Plasmaplatten bleiben „transitorisch".

Solche vorübergehenden Ansätze zur Wandbildung finden sich, wie wir seit STRASBURGERS (1880a) eingehenden Forschungen wissen, sehr häufig bei den Kernteilungen in den heranwachsenden Embryosäcken ein. Das zeigt sich auch sonst, wo wir dauernd oder vorübergehend mehrkernige Zellen vor uns haben. Namentlich kann man das im normalen Geschehen oft in den Fällen sehen, in denen der junge Embryosack sich aus den vier Abkömmlingen einer Sporen-Mutterzelle zusammensetzt. Und vor allem sehen wir es bei den Teilungen der Sporen-Mutterzellen vom „Simultan-Typus" (s. oben S. 203 ff.).

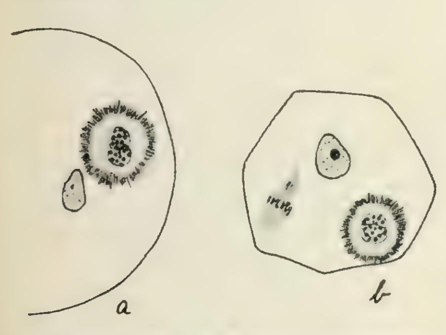


Fig. 224. a *Zea Mays*. b *Anthriscus silvestris*. Phragmosphären in mehrkernigen Zellen. Vergr. 800. (Nach BEER und ARBER.)

Lebend ist die Anlage und das Wiederverschwinden der Platten sowie ihre erneute Anlage bei der Bildung der Sporen-Mutterzellen von *Isoetes* durch FITTING (1900, S. 122 ff.) studiert worden. Hier ist auch gezeigt, daß sich richtige „Verbindungsfäden" nur zwischen je 2 und 2 Schwesterkernen aussondern, im übrigen aber „Strahlungen" von den Kernen ausgehen, die sich auch in ihrer Verlängerung treffen müssen, ohne daß sie die Nuclei miteinander verbinden. Wo sie aufeinander stoßen, da werden aber genau so Platten angelegt wie in den Verbindungsfasern von Kern zu Kern. Diese Beobachtung der lebenden Strahlungen ist darum von großem Wert, weil sie aufs klarste zeigt (S. 125), „daß man nicht berechtigt ist, den Verbindungsfäden (scil. von Kern zu Kern) eine so prinzipielle Bedeutung für das Zustandekommen der Zellmembran beizumessen, wie es von verschiedenen Seiten geschieht". Aus DAVIS' (1899) Befunden bei der Sporenbildung von *Anthoceros* wollte FITTING auch evtl. schließen, daß hier die „Strahlungen" ganz ohne Zusammenhang mit den Verbindungsfäden von Kern zu Kern auftreten können. VAN HOOK (1900) stellte jedoch bald darauf fest, daß sich diese Lebermoosgattung nach der Regel verhält. Und so bleibt als seltsam nur die Tatsache bestehen, daß die Spindeln hier auf die Chloroplasten centriert sind (vgl. oben S. 321).

Ein Grund für das Verschwinden und Wiederauftreten der „Fasern" ist uns zurzeit nicht ersichtlich. Wir könnten nur Hypothesen „ad hoc" aufstellen. Letztenfalls wird der Kernstoffwechsel wohl wieder dafür verantwortlich zu machen sein.

Wie stark die „Dynamik" der Kerne sich bei der Bildung der jungen Plasmaplatten und Zellwände äußert, sehen wir so recht, wenn die beiden Tochterkerne ungleiche Größe haben. Das kann nämlich entweder durch ungleiche Chromosomenverteilung während der Anaphasen oder durch ungleiches Kernwachstum während der Telophasen zustande kommen. Nun erfolgt sofort die Anlage der Plasmaplatte näher an dem kleineren Kerne (s. schon NĚMEC 1899c). Ja das kann sogar so nahe dem einen Kern der Fall sein, und die nach diesem zu gerichteten

„Fasern" sind dann so geringfügig entwickelt, daß selbst gute Beobachter wie DÉBSKI (1898) sie ganz übersehen konnten. Bei der ersten Teilung im Blattknoten von *Chara* stellte dieser Forscher nämlich fest, daß der eine Kern mit der Strahlung der „Verbindungsfäden anscheinend nichts . . zu tun hat. Das war „mit solcher Deutlichkeit" zu beobachten, „daß kein Zweifel möglich war". Erst STRASBURGER (1908b, S. 525) stellte dann fest, daß es sich hier um prinzipiell den gleichen Fall handelt wie bei der Abgrenzung der generativen Zelle im Pollenkorn, wo auch nach der einen Seite die Fasern früh „ausgelöscht" werden. Gerade dieses von STRASBURGER herangezogene Beispiel gibt nun in der Tat einen sehr instruktiven Beweis dafür ab, daß die junge Plasmaplatte nicht nur dem einen Ende des Phragmoplasten sehr genähert, sondern sofort stark „uhrglasförmig" angelegt werden kann (z. B. E. OVERTON 1891, STRASBURGER 1892a u. b [hier die ältere Lit.], IKENO 1898b, WIEGAND 1899, GUIGNARD 1899c, DUGGAR 1900, GAGER 1902, FRIEMANN 1910, WEFELSCHEID 1911, SCHOCH 1920).

Es gibt indes auch sichergestellte Ausnahmen, bei denen hier die erste Anlage der Platte gerade ist (*Myricaria* nach FRISENDAHL 1912). Ein kausales Verständnis der Differenzen haben wir nicht. Denn eine verschieden starke Anziehung an die einzelnen Kerne zu postulieren, würde ja nur eine Umschreibung des Problems bedeuten.

Sonst wären noch die jungen Wände bei der Anlage der Spaltöffnungs-Mutterzellen gewisser Farne zu nennen (STRASBURGER 1866, POSTMA 1909) oder bei der Bildung der Antheridien in der gleichen Pflanzenklasse. Die Konfigurationen der jungen Plasmaplatte können hier zuweilen sehr seltsame sein.

Aus unseren bisherigen Betrachtungen dürften wir zur Genüge erkannt haben, daß es im Normalfalle die Lage der Kernspindel ist, die den Ort der zukünftigen Zellwand bestimmt. Abgesehen von den Fällen, in denen die Spindel während der Mitose eine Drehung in der Zelle erfährt (vgl. oben S. 347), würde also bereits die ursprüngliche Anordnung des Zellinhalts zur Zeit der Prophase einer jeden Mitose das entscheidende Moment bedeuten. Und man kann es verstehen, wenn GIESENHAGEN (1905) und sein Schüler HABERMEHL (1909) eine Polarität der Kerne daraus ableiten möchten. Ersterer hat die Termini einer „isoklinen" und einer „decussierten" Lage des Kerns eingeführt, um zum Ausdruck zu bringen, daß im ersten Falle die Achse des Tochterkerns annähernd in der Verlängerung der Mutterkernachse läge, im zweiten aber in einer Ebene, welche die Richtung der Mutterkernachse annähernd senkrecht schneidet[1]). Damit führt er zwar Faktoren ein, die eine kausale Erklärung des Auftretens der neuen Zellwand weiter hinausschieben. Aber es ist eine solche Annahme m. E. unzweifelhaft richtiger als eine Erklärung im Sinne der älteren Theorien. SACHS (1878) mit seinem „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung" sowie ERRERA (1886, 1888) und DE WILDEMAN (1893), welche die von PLATEAU aufgefundenen Gesetzmäßigkeiten der Wandstellung in Schäumen zur Erklärung heranziehen wollten, haben zu wenig auf die

[1]) NĚMEC (1905, S. 269ff.) wies bereits darauf hin, daß man mit dieser Polarität nicht viel anfangen könne, da sie jederzeit sich durch Außen- oder Inneneinflüsse „verschieben" ließe. Vergl. auch meine Besprechung der Abhandlung von GIESENHAGEN (TISCHLER 1905).

zahlreichen Ausnahmen geachtet, die bei der Determination der Zellwand mitspielen. Die Autoren betonen zwar die Bedeutung des Phragmoplasten dabei, aber dieser sollte die Wand (ERRERA) „gleichsam mechanisch in die beste Gleichgewichtslage bringen“, und die „Flüssigkeitsnatur“ der jungen Wandlamelle wurde genau wie bei der Wabenwand eines Seifenschaums angenommen. Die Funktion des Phragmoplasten ist aber sicherlich nicht so aufzufassen, daß in ihm „mechanisch“ ein „gewichtsloses Häutchen“ in einer Fläche „minimae areae“ aufgespannt wird, sondern wir sahen ja, wie zuvor zuweilen recht „gewichtige“ Ansammlungen von Körnchen, Tröpfchen usw. in einer bestimmten Zone zwischen den beiden Kernen angeschwemmt werden, zwischen denen dann die junge Wand sich anlegt. Und bereits BERTHOLD (1886, S. 219) hatte gemeint, daß die Dinge doch wesentlich anders als bei einem Schaume lägen. Auch DE WILDEMAN (1893, S. 75) gibt eine gewisse Latitude für die Anlage der jungen Wand zu. Aber er versucht im Grunde ihr Auftreten so wie ERRERA zu fassen, wenn er erklärt: „Elle se trouvera . . . en équilibre stable, si la surface présente un minimum relatif, si la courbure moyenne est constante et si la membrane s'attache sur tout son partour à angles droits, quand elle s'applique sur des lames devenues rigides . . . Il nous est donc permis de dire: la charpente cellulaire si variée des végétaux et même des animaux se ramène, dans ses traits essentiels, aux forces de la physique moléculaire“. Dagegen opponieren nun kurz A. ZIMMERMANN (1893b, 1896, S. 88), JOST (1895, S. 440) und PFEFFER (1904, S. 97)[1]. Und hier setzen die Versuche GIESENHAGENS ein, um zu einem besseren kausalen Verständnis der jungen Wandanlage zu gelangen (1905, 1909). Er wies vor allem darauf hin, daß ERRERA und DE WILDEMAN stillschweigend voraussetzen, die ganze „Flüssigkeitslamelle“ lege sich fertig an gemäß den Flächenspannungen, die hier vorauszusetzen sind, und sie spanne sich auf einmal „fest“ zwischen zwei vorhandenen Wänden auf. Das trifft indes gar nicht zu. Im Gegenteil, wir haben das langsame Wachstum der jungen Membran wahrgenommen, das anfangs selbst in beträchtlicher Entfernung von den Seitenwänden der Zelle vor sich gehen kann. Bevor aber (1909, S. 356) „die junge Zellwand rings an die Mutterzellwand angeschlossen ist, können diese Spannungen nicht in Wirksamkeit treten, und wenn erst der Anschluß an die Mutterzellwand erfolgt ist, so ist damit eine Verschiebung zu einer angestrebten Gleichgewichtslage hin bereits ausgeschlossen“. Die Lage der freien Flächen der beiden Tochterzellen, welche bei der Zellteilung sich voneinander isolieren, bestimmt vielmehr die definitive Lage der zwischen ihnen entstehenden festen Wand. Jede Tochterzelle strebt darnach, die kleinstmögliche Oberfläche anzunehmen, und das ist allein an eben der einzigen „freien“ Fläche zu realisieren. Im übrigen verhindert die starke Adhäsion an der Zellwand und die Konsistenz des Cytoplasmas nur zu oft, daß die Plasmaplatte in die „Gleichgewichtslage“ verschoben wird. Und dann wird die junge Zellulosewand eben noch *vor* Erreichung der Gleichgewichtslage an die Mutterzellwand ansetzen (vgl. auch H. WINKLER 1913, S. 649).

[1]) S. a. DANGEARD (1903c), welcher darauf hinweist, daß die Zellteilungen bei den primitiven Organismen, Flagellaten usw. dadurch nicht erklärt werden (s. Kap. 4d).

Dadurch können manche Schiefstellungen erklärt werden, wie z. B. die in den Rhizoiden der Characeen und Moose oder die S-förmig verlaufenden Wände in den Keimlingen von *Coleochaete* (JOST 1895). — Man sehe ferner die Ausnahmen vom „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung" bei KÜSTER (1908, S. 496 ff., 1916, S. 265 ff.). Auch hier entsprechen aber die Wandstellungen „der aus der Oberflächenspannung resultierenden Gleichgewichtslage in sich kohaerenter leicht deformierbarer Körper, die mit der Summe ihrer Volumina das Volumen eines starrwandigen Hohlraums ganz erfüllen". Schon GOEBEL (1898/1901, S. 340) hatte bereits betont, daß die Schiefstellung der Wände bei den Moosrhizoiden von Anfang an vorhanden ist, und nicht, wie ERRERA und DE WILDEMAN ihrer Theorie zuliebe glaubten, daß die erste Anlage der Wand unter rechtem Winkel stattfände und erst später eine Verschiebung einträte. Es glückte ihm auch, an Dunkelkulturen von *Funaria*, die mit Zuckerlösungen ernährt wurden, abweichend von der Norm, eine gerade Anlage und Ausbildung der Membranen zu erzielen. Daraus ist zu ersehen, daß selbst scheinbar nur „phylogenetisch zu verstehende" und systematisch benutzte Merkmale abänderungsfähig sind. GIESENHAGENS Schüler HABERMEHL (1909) hat dann im Anschluß an die Auseinandersetzungen seines Lehrers näher ausgeführt, wie letzthin die mechanische Bedingtheit der Zellwandanlage zu verstehen wäre. Und BAILEY (1920 a u. b) bei seinen Untersuchungen über die Zellteilungen in Cambiumzellen, auf deren Wichtigkeit bereits BERTHOLD (1886) hingewiesen hatte, hat noch ganz neuerdings die Überzeugung ausgesprochen, daß die „cellular membranes, at the moment of their formation, frequently do not assume the forms which would be assumed, under similar conditions, by liquid films destitute of weight" (S. 428).

Damit dürfen wir wohl ERRERAS und DE WILDEMANS Theorien definitiv als aufzugeben betrachten.

---

6. Die allotypen Kernteilungen

a) Allgemeines über die Chromosomen-Reduktion bei sexuell differenzierten Organismen

Inhalt: Notwendigkeit einer Chromosomen-Reduktion. Haploide und diploide Phase. Merkmale, die für alle Reduktionsteilungen gelten. Die Frage nach dem ständigen Vorkommen von zwei allotypen Teilungsschritten. Welche Zellen lassen ihre Kerne in heterotype Teilung treten? Irrtümliche Angaben über „allotype" Stadien in somatischen Zellen. Die Frage nach der somatischen Chromosomen-Reduktion. Beziehungen der allotypen zu den typischen Teilungen. Anordnung der Tetraden-Zellen in tetraedrischer oder linearer Form. Das Schicksal der „Tetraden-Kerne" und die Degeneration einzelner.

Als das wichtigste Ergebnis unserer Betrachtung der Mitose haben wir einsehen gelernt, daß die einzelnen Chromosomen sich jedesmal längsspalten und so die Konstanz der Zahl von einer Zellgeneration zur nächsten aufrecht erhalten. Außerdem sahen wir aber auch, daß eine „Individualität der Chromosomen" anzunehmen ist, wenigstens derart, daß aus bestimmten scharf begrenzten Territorien des Kerns in jeder Prophase nahezu die gleiche Konfiguration der charakteristischen Stoffe hervorgeht, wie sie in den Telophasen der letzten Teilung gewesen war. Wie werden sich nun die Chromosomen bezüglich der Zahlenkonstanz und Individualität verhalten, wenn durch einen Sexualakt zwei Kerne mit

ihrer gesamten Chromosomengarnitur miteinander verschmelzen? Denn wir dürfen in Vorwegnahme späterer Ausführungen (vgl. näheres Kap. 8) bereits jetzt darauf hinweisen, daß dies der wesentlichste Charakter einer jeden Befruchtung ist. Zwei Fälle wären denkbar, um die Chromosomenzahl nicht von Generation zu Generation ins Ungemessene anschwellen zu lassen. Einmal könnten während der Kernverschmelzung sich je zwei und zwei Chromosomen aufsuchen und zu einem neuen fusionieren, wie ja auch aus zwei Gameten eine neue Zelle, die Zygote, wird. Oder aber die Chromosomen eines jeden Kerns behalten ihre Unabhängigkeit voneinander, und in irgend einem Zeitpunkt wird dafür Sorge getragen, daß Zellen mit nur der halben vereinigten Chromosomengarnitur entstehen. Dann könnten je zwei dieser in der Chromosomenzahl halbierten Nuclei bei dem nächsten Sexualakt wieder in derjenigen Zahl zusammentreten, welche die Art bei der vorhergehenden Generation im gleichen Zeitpunkt hatte. Dieser zweite von uns skizzierte Weg ist nun durchweg im Organismenreich gewählt. Und wir können, um eine bequeme von Strasburger (1905c, S. 62) eingeführte Terminologie zu gebrauchen, sagen, die Kerne mit der halbierten Chromosomenzahl seien einfachwertig oder haploid, und sie werden nach ihrer Vereinigung im Geschlechtsakt doppelwertig oder diploid. (Diese Nomenklatur erlaubt auch die Bildung entsprechender ohne weiteres verständlicher Termini wie triploid, tetraploid, hyperploid, hypoploid, pluriploid usw.) Ja man kann daraufhin in jedem sich sexuell fortpflanzenden Organismus eine haploide und eine diploide Phase unterscheiden (vgl. Kap. 9b), deren jede natürlich aus einer bis vielen Zellgenerationen bestehen könnte. Rein zahlenmäßig wurde die Chromosomenreduktion zuerst von van Beneden (1883) für *Ascaris* festgestellt und ist seitdem überall als giltig erwiesen (s. bes. Strasburger 1888, Guignard 1891b, c, Hartog 1891, E. Overton 1893a, b, Strasburger 1894 a, b usw.[1]). Diejenige Teilung, in der die Halbierung der diploiden Zahl vorgenommen wird, nennen wir die „Reduktionsteilung". Und es ist theoretisch interessant, daß ihre Existenz in Form einer erbungleichen Teilung schon lange vor ihrem karyologischen Nachweis von dem genialen Weismann (1885, 1887, 1892)[2]) gefordert war.

Es zeigte sich bald, daß die Mitose, zu deren Beginn die reduzierte Chromosomenzahl auftritt, in eigenartiger Weise mit einer zweiten, von den gewohnten Karyokinesen etwas abweichenden Teilung verknüpft ist. Flemming (1887) schuf für die beiden Mitosen die Namen „heterotype" und „homöotype" Teilung. Strasburger (1905c) führte passend für sie gemeinsam den Terminus der „allotypen" Mitosen ein, Farmer und Moore (1905) den der „meiotischen"[3]).

---

[1]) Vgl. auch die historische Behandlung des Gegenstandes bei O. Hertwig (1918, S. 94) und Sharp (1921, S. 219).

[2]) Weismann wollte nur eine „Heterokinesis" von gewöhnlicher „Homoiokinesis" sondern, die erbgleiche Tochterzellen entstehen läßt. Daß aber Heterokinesis nicht ohne weiteres mit Reduktionsteilung gleich zu setzen ist, lehren z. B. die Fälle, die Küster (1918) neuerdings diskutiert (inäquale Zellen bei Mosaikpanachierung). Hier handelt es sich um ungleiche Verteilung der außerhalb des Kerns in der Mutterzelle gelegenen geformten Bestandteile. Auch meint Küster, daß die beiden Tochterzellen insofern verschiedene Schicksale erfahren könnten, als ihre „Reaktionsfähigkeiten" differieren. Wie das aber causal zu verstehen wäre, wird nicht erörtert.

[3]) Irrtümlich hatten sie sie „maiotische" genannt. Das griechische Wort, von dem sie ihre Bezeichnung ableiten, lautet aber μεῖον und nicht μαῖον.

Seit MONTGOMERY (1901a, b, 1904) war man bereits allgemein überzeugt, daß in den Prophasen der heterotypen Teilung sich die „homologen", vom Vater und von der Mutter stammenden Chromosomen miteinander vereinigen, um sich dann während des Verlaufs der Teilung als ganze zu trennen, ohne daß eine echte Längsspaltung erfolgt (vgl. auch LOTSY 1904, der den Namen „Gonotokont" für diejenige Zelle schuf, die die zwei „Reifungsteilungen"[1]) durchmachte).

Bei den Thallophyten ist vielfach die diploide Phase auf eine einzige Zelle, nämlich die Zygote, beschränkt; die Reduktionsteilung ist also unmittelbar als Auslösung durch den Kopulationsakt zu betrachten. CH. E. ALLEN (1905b) war der erste, der das exakt für die Alge *Coleochaete* nachwies, aber Anzeichen dafür lagen schon genugsam vor. Ich erinnere daran, daß KLEBAHN (1891) bei den Desmidiaceen gefunden hatte, wie hier mit den Mitosen der jungen Zygoten, und nur mit diesen, ein merkwürdiges Schicksal gewisser Tochterkerne verknüpft war, aus dem auf eine Besonderheit gerade dieser Teilungen geschlossen werden konnte (vgl. STRASBURGER 1897c). Ebenso hatte MAIRE (1902) gleiches für *Chlamydomonas* nach der Beschreibung DANGEARDS (1898), für *Peronospora* nach der von WAGER (1900) geargwöhnt.

Und doch haben wir sowohl bei den Myxomyceten, wie bei den pennaten Diatomeen, bei vielen, vielleicht bei allen[2]), Phaeophyceen, wie bei den meisten Florideen, in etwas abweichender Weise auch bei Asco- und Basidiomyceten, vielleicht endlich auch bei *Basidiobolus* (HAECKER 1898, S. 100, 1899, S. 139, WEISMANN 1913, I., S. 258) eine mehr oder weniger vielzellige diploide Phase ausgebildet, an deren Ende dann erst die Reduktionsteilung steht. Ja jene kann so dominieren, daß die haploide Phase schließlich auf wenige Zellen zusammenschrumpft. Bei den Archegoniaten sehen wir dann, wie die Herrschaft der Diploidphase immer mehr die Regel wird, und bei den Blütenpflanzen ist — ebenso wie z. B. schon bei Myxomyceten, Diatomeen und Fucaceen — die haploide Phase nur als Einschluß in der diploiden vorhanden[3]).

Von Interesse ist es, daß systematisch nahe verwandte Gruppen sich bezüglich ihrer Phase zuweilen ganz verschieden verhalten können, so die centrischen Diatomeen gegenüber den pennaten, oder die einzelnen Florideengruppen, oder die Saccharomyceten vom Typus des *Saccharomyces Ludwigii* gegenüber denen vom Typus des *Schizosaccharomyces octosporus* (näheres in Kap. 8).

Welches dürfen wir nun als das Merkmal betrachten, das für alle Reduktionsteilungen gilt, und wodurch unterscheiden sich diese von den gewohnten typischen Mitosen? Wir berührten es bereits: Es ist das Unterbleiben der Chromosomenlängsspaltung. Nicht Spalthälften wie sonst, sondern ganze Chromosomen trennen sich in der Metaphase und

[1]) Dieser Ausdruck ist namentlich bei zoologischen Objekten üblich.

[2]) Denn auch für die Ectocarpeen, die man früher an den Chlorophyceentypus anschloß, macht KYLIN (1918, S. 9) es wahrscheinlich, daß schon ein Kernphasenwechsel mit zwei deutlich ausgeprägten Generationen vorhanden ist. Für die Laminarien ist ein solcher „Generationswechsel" gleichfalls erst vor kurzem durch SAUVAGEAU (1915, 1916) zuerst nachgewiesen, bald auch von anderer Seite bestätigt worden.

[3]) Im Extrem kann sie zuweilen hier sogar ganz verschwinden, wie bei der Makrospore (Embryosack) von *Plumbagella* (DAHLGREN 1916), bei der ein Tetradenkern gleich als Eikern funktioniert (s. a. SHARP 1921, S. 225).

geben an die entgegengesetzten Spindelpole. Darum eben werden die Tochterkerne qualitativ ungleich. Außerdem finden wir aber meist eine besondere Chromosomen form in der Prophase der ersten „Reifungsteilung", die sonst im allgemeinen nicht vorkommt, und die FLEMMING zu seiner Namengebung der „heterotypen" veranlaßte (1887)[1]. Abweichend vom normalen ist ferner, daß die Längsspaltung für die Chromosomen der nächsten Teilung bereits von der heterotypen vorweggenommen wird und diese dann ohne solche ist. Das rechtfertigte für die zweite „Reifungsteilung" die Schaffung der besonderen Bezeichnung: „homöotype" Teilung". Oben (s. S. 329) hörten wir ja freilich, daß manche Autoren bei allen Mitosen an eine anaphasische Längsspaltung glauben. Selbst wenn das zuträfe, was uns ja noch zweifelhaft war, wäre der Zeitpunkt dieser Spaltung ein anderer. Denn die heterotype Teilung läßt die für den zweiten Teilungsschritt bestimmte Spaltung schon in ihren Prophasen erscheinen. Aber der Verlauf der „homöotypen" Teilung müßte dann in der Tat ganz gleich der einer typischen sein. Trotzdem würde sich ein besonderer Name für sie doch wohl erhalten, um anzudeuten, daß wir eine zeitliche Anomalie mit ihr verbinden, insofern als sie unmittelbar auf die vorige Teilung folgt. Ja man könnte auch sagen (GRÉGOIRE 1904, 1910, S. 383), es handle sich bei den beiden allotypen Teilungen um nur eine Mitose, in deren Prophasen ein besonderer Halbierungsmodus für die Chromosomenzahl eingeschoben und mit der eine Vier- und nicht nur eine Zweiteilung des Kerns verbunden ist (s. a. TAHARA 1921, S. 16). Doch klingt das etwas gemacht, und so spricht man doch besser von einer ersten Teilung, welche die „Dyaden"-Kerne schafft und von einer zweiten, durch die die „Tetraden"-Kerne entstehen.

An und für sich wäre es ja durchaus denkbar, daß irgendwo im Pflanzenreich eine homöotype Teilung gar nicht unmittelbar auf die heterotype folgt. Denn der „Zweck" ist durch diese anscheinend bereits erreicht. Aber faktisch ist vielleicht nur bei manchen Myxomyceten daran zu denken (JAHN 1908 für *Ceratiomyxa*). Nicht klar bin ich mir dagegen darüber, wie weit es sich bei der von MAIRE und TISON (1911a) untersuchten Plasmodiophorale *Tetramyxa parasitica* um etwas Vergleichbares handelt. Die Autoren beschreiben, daß gewöhnlich zwei Mitosen vorhanden sind, manchmal die zweite aber auch fehlen könne (S. 232). Der Fall, den BONNET (1914, S. 47) für gewisse *Chlamydomonas*-Arten anführt, wonach hier nur zwei, anstatt von vier Zoosporen auftreten, scheidet wohl bis auf weiteres aus, da er karyologisch noch nicht geprüft ist. Auch verdienten einige Diatomeen-Arten erneute Untersuchung, bei denen KARSTEN (1897a, 1899) anstatt einer Bildung der gewohnten vier Nuclei pro Zelle nur deren zwei und trotzdem ihre Vereinigung in der „Auxospore" beschreibt, so bei *Achnanthes longipes* oder *Achnanthes subsessilis* (vgl. Kap. 8). Ist hier die homöotype Teilung ganz ausgefallen und gilt ähnliches für das „centrische" *Corethron Valdiviae* (KARSTEN 1904)? Die Fälle dagegen, wonach bei Hybriden zuweilen auf die heterotypen Teilungen die homöotypen nicht mehr folgen (s. a. TISCHLER 1908, S. 47), gehören sicherlich nicht hierher. Denn es handelt sich

[1]) Lebend war die heterotype Teilung bereits von BARANETZKY (1880) bei den Pollen-Mutterzellen von *Tradescantia* und anderen Blütenpflanzen beschrieben worden; naturgemäß muten uns seine Angaben heute sehr unvollkommen an. Vgl. auch die Daten von JURÁNYI (1882a) für *Ceratozamia* und von HEUSER (1884) für *Tradescantia*.

dabei immer bereits um degenerative Prozesse, auch wenn die Degeneration morphologisch sonst nicht sichtbar zu sein braucht.

Wie mag es nun kommen, daß in einem bestimmten, im allgemeinen „phylogenetisch festgelegten", Zeitpunkte plötzlich die Prophasen einer heterotypen anstatt einer typischen Kernteilung eingeleitet werden? Ein wirkliches Verständnis dafür haben wir absolut nicht. Denn das beobachtete „Umschlagen in der Chromatophilie", von dem bereits M. und P. BOUIN (1899, S. 436) sprachen, ist ja noch keine tatsächliche Erklärung. VEJDOVSKY (1907) glaubte dann vorübergehend mit Depressionszuständen rechnen zu sollen, und R. HERTWIG (1908) sprach von „abortiven" Mitosen infolge abnormer Kernplasmaspannung; vgl. auch die weiteren zoologischen Arbeiten, die SHARP (1921, S. 259) anführt. Aber in die botanische Literatur haben solche Vorstellungen kaum je Eingang gefunden, weil GRÉGOIRE (1908) sofort mit guten Gründen dagegen opponierte, denn er zeigte, daß man allenfalls solches Raisonnement für die tierische Oogenese zulassen könne, daß es aber für die tierische Spermiogenese und die pflanzliche Sporogenese ganz unmöglich sei. Wenn VEJDOVSKY (1912) später in dem Auftreten der heterotypen Teilung von „einer Art der Autoregulation der Lebensvorgänge" spricht, „welche die Vollendung der Geschlechtszellenbildung sichert", so besagt uns das nicht viel. Die neuesten Versuche von Frl. GAJEWSKA (1917) endlich, causal in das Verständnis der eigenartigen Prophasen der Reduktionsspindel einzudringen, haben auch rein auf die tierische Oogenese Bezug und können keine Antwort auf unsere Frage bringen[1]).

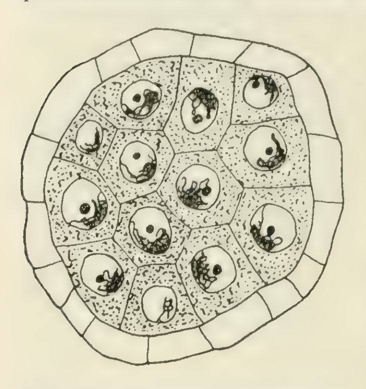


Fig. 225. *Chrysanthemum corymbosum.* Querschnitt durch einen Nucellus mit zahlreichen Embryosack-Mutterzellen in „Synapsis". (Nach PALM.)

So können wir vorläufig nur rein deskriptiv vorgehen. Da ist es gleich von Interesse, daß in bestimmten Geweben, in denen für gewöhnlich eine einzige Zelle mit ihrem Kern eine solche Sonderstellung einnimmt, auf einmal mehrere, ja selbst viele Zellen in die Prophasen der Reduktionsteilung eintreten[2]). Das können wir sehr ausgesprochen bei den Zellen des weiblichen Archespors der Blütenpflanzen sehen. Der Nucellus besteht nämlich für gewöhnlich aus lauter somatischen Zellen, und nur eine, meist in der Mitte gelegene, wird zum Archespor. Aber bei einer ganzen Anzahl von Familien sind es mehrere bis viele, die die gleiche Entwicklungsabweichung von dem Gros der Zellen erfahren. Man hat das selbst für die Systematik verwerten wollen und meinte, daß insbesondere Familien aus phylogenetisch alten Stämmen, wie es die

[1]) Ebenso ist wohl SAKAMURAS (1920, S. 165) Versuch, in den „Gonotokonten" ein ähnliches Zurücktreten der Plasmatätigkeit zugunsten der „Kernaktivität" zu sehen, wie das bei der Zellbehandlung mit narkotischen Mitteln gefolgert ist, zunächst nur eine Vermutung, die noch auf ihre Konsequenzen zu prüfen wäre.

[2]) Auch denke man an die Verhältnisse des Lebermoossporogons, wo ja bestimmte Zellen zu Sporen-Mutterzellen, andere zu „Elateren" oder „Nährzellen" werden (vgl. oben S. 18).

Ranales, Rhoeadales und Rosales[1]), wohl auch Fagales und Verticillatae (hier sah TREUB 1891 bei *Casuarina* sogar etwa 300 ♀ Archesporzellen) sind, ein solch vielzelliges Archespor besitzen. Aber diese Ansicht ließ sich nicht halten, denn einmal haben wir bei den Species einer und derselben Gattung zuweilen weitgehende Verschiedenheiten (auffallend z. B. bei *Cardamine*, s. VANDENDRIES 1912a), dann aber zeigen auch

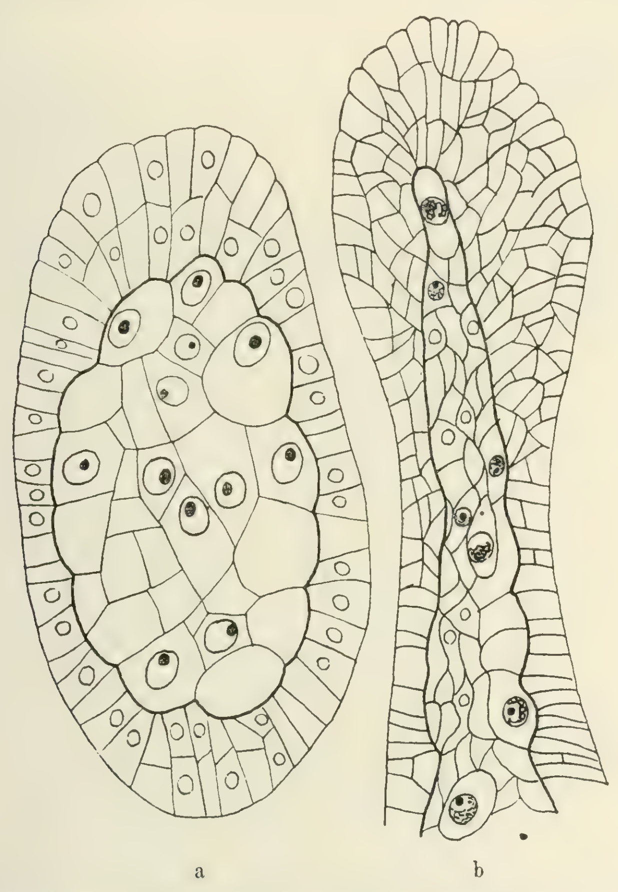


Fig. 226. *Godetia gloriosa. Var.* Der ganze Nucellus besteht hier nur aus Archespor und Epidermis. a jüngeres Stadium. b älteres Stadium mit zahlreichen Embryosack-Mutterzellen in „Synapsis“. a Vergr. 320. b Vergr. 180. (Nach TÄCKHOLM.)

phylogenetisch sicherlich junge Reihen, wie die Rubiales oder die Compositen das gleiche. Ja wir können in Fig. 225 gerade eine Angehörige dieser Familie (PALM 1915, vgl. a. SMALL 1919, DAHLGREN 1920 und TAHARA 1921, S. 11) sehen, bei der sämtliche Zellen des Nucellus mit Ausnahme der Epidermis zu Archespor geworden sind. Und auch

[1]) Hier greife ich besonders die sehr eingehende Arbeit von PÉCHOUTRE (1902) heraus; für die ersteren beiden Gruppen vgl. z. B. MOTTIER (1895), COULTER (1898), VANDENDRIES (1909), aber auch viele andere Autoren, die hier nicht aufgezählt werden können. Die ältere Literatur siehe bei COULTER und CHAMBERLAIN (1903a).

die Onagracee *Godetia* (TÄCKHOLM 1915), deren vielzelliges sporogenes Gewebe wir in Fig. 226 abgebildet haben, ist nach allgemeiner Ansicht eine recht „hochstehende" Dikotyle. In gleicher Weise finden sich unter den Gymnospermen einzelne Arten, die eine größere Anzahl von Archesporzellen haben, wie *Sequoia sempervirens* nach LAWSON (1904a) oder *Cryptomeria japonica* nach dem gleichen Autor (1904b), während das bei anderen nicht der Fall ist, die wir für phylogenetisch älter halten *(Gingko)*[1].

Wir dürfen wohl annehmen, daß „ursprünglich" wie im Pollensack so auch im Nucellus alle Zellen potentielle Archesporzellen sind[2]. Ja VERMOESEN (1911) möchte diese Betrachtung bei den Samenanlagen der Orchideen selbst auf sämtliche Zellen der subepidermalen Schicht der „Urplacenta" an der Innenseite der Carpellblätter ausdehnen. Dann würden sogar die Zellen des Funiculus Archesporialgewebe enthalten. Man vergesse auch nicht, daß bei den Santalaceen, Loranthaceen und Balanophoraceen besondere Samenanlagen gar nicht ausgegliedert zu werden pflegen, wie wir seit W. HOFMEISTER (1858) wissen. (Vgl. weitere historische Daten bei COULTER und CHAMBERLAIN 1903a, S. 48ff.).

Vielleicht ist der Ausspruch von AFZELIUS (1918, S. 9) berechtigt, daß man bei genügendem Suchen für jede höhere Pflanze „wenigstens einen Fall von mehr als einer Archesporzelle finden" würde. So besteht wohl auch die Hoffnung, als ersten Schritt in der Erkenntnis des Bedingungskomplexes für den Eintritt eines Kerns in eine heterotype Prophase, durch den Einfluß äußerer Faktoren den Prozentsatz von Samenanlagen mit mehrzelligem Archespor willkürlich zu verschieben.

Im allgemeinen scheint eine besondere Mengenzunahme des Zellinhalts, also sowohl des Karyo- wie des Cytoplasma, ein Charakteristikum der jungen Zellen zu sein, die für eine Reduktionsteilung „bestimmt" sind. Nur ganz selten (wie bei HIMMELBAUR 1912, S. 156 für *Ribes pallidum*) findet sich der ausdrückliche Hinweis, daß die Kerne des Archespors denen der Nachbarzellen völlig gleich wären und allein in ihrer Nucleolengröße mit diesen differierten. Von großem Interesse ist es da, daß die Massenvergrößerung offenbar gerade für die Durchführung der allotypen Mitosen, nicht für die Entwicklung zu einem Embryosack an und für sich, so wichtig ist. So erwähnen A. ERNST und CH. BERNARD (1912b), daß die somatisch-parthenogenetische („ooapogame") *Burmannia coelestis*, bei der die Reduktionsteilung während der Embryosackentwicklung unterbleibt, einen Kern von 9 μ Durchmesser hatte, daß dagegen *Burmannia Championii*, die sich bezüglich der Entstehung des Embryosacks normal verhält, trotz gleicher Chromosomenzahl (SCHOCH 1920) in ihrem Nucleus 18 μ maß. Und nur (S. 240) in einer

[1]) Vgl. wieder die Zusammenstellung bei COULTER und CHAMBERLAIN (1910).

[2]) Man erinnere sich auch daran, daß z. B. bei den Hydropteriden und *Selaginella* die Mikrosporen-Mutterzellen sich alle noch teilen und Tetradenzellen geben, während die Makrosporen-Mutterzellen aus Nahrungsmangel oft bis auf eine frühzeitig degenerieren (W. HOFMEISTER 1851, S. 103 und 119, KANTSCHIEDER 1906 usw.). Hier ist anfangs äußerlich noch kein großer Unterschied zwischen den absterbenden Zellen und der persistierenden, und FITTING (1900, S. 144) sah jene bei *Selaginella helvetica, Martensii* usw. noch zur Zeit der Tetradenzellen am Leben. Ausnahmsweise können auch zwei bis mehrere Sporentetraden lebendig bleiben (LYON 1901, DENKE 1902, KAINRADLE 1912 usw.). Bei den Blütenpflanzen mit vielzelligem Archespor sehen wir gleiche Differenzen.

kleinen Anzahl von Embryosackmutterzellen kamen auch bei ersterer Kerne von 11—13 μ Durchmesser vor; sie wiesen dann aber eine Art von „Leptonema" auf, wie es den heterotypischen Prophasen zukommt und wie es als Vorstufe zur sogenannten „Synapsis" offenbar causal bedingt ist.

Der letztgenannte Terminus (J. E. S. MOORE 1895)[1]) soll einen Zustand kennzeichnen, wie er als typisch nur während einer Reduktionsteilung beschrieben ist. Es handelt sich dabei um eine vorübergehende einseitige Lagerung der „chromatischen Fäden" und gleichzeitig um eine starke Ballung. Auf den ersten Blick möchte man glauben, daß die eindringenden Fixierungsmittel eine unnatürliche und gewaltsame Kontraktion vorgenommen hätten. Wir werden aber weiter unten (Kap. 6c) hören, daß nach Beobachtungen an lebendem Material die Realität der Synapsis feststeht. Außerdem haben wir gegenüber etwaigen Verwechselungen mit äußerlich ähnlichen Bildern, bei denen die Ballung künstlich bewerkstelligt ist, die weitere Kontrolle, daß die vor und nach der Synapsis sich abspielenden Phasen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit erkennen lassen, die zu der Synapsis in Beziehung steht und die natürlich bei allen pseudo-synaptischen Bildern fehlen muß. Ferner sind bei näherem Zusehen die durch Fixierungsmittel hervorgerufenen Kontraktionen meist etwas anders als bei Synapsis (R. W. SMITH 1900b, S. 367).

Sonderbar ist vielleicht eine Eigentümlichkeit dieses Stadiums in biologischer Hinsicht. Während wir sonst wissen, daß eine einmal begonnene Mitose in ganz kurzer Zeit zu Ende verläuft, scheint es mir nicht unmöglich, daß für die Synapsis eine längere Pause eingeschaltet sein kann. Zur Entscheidung günstig wären eventl. jene Pflanzen, bei denen infolge des Wintereintritts zwischen der Ausdifferenzierung der Embryosackmutterzelle und ihren Tetraden Monate liegen können. CHAMBERLAIN (1898) und DAHLGREN (1915a) bringen z. B. zusammenfassende Angaben für solche Pflanzen, schweigen sich aber über das uns hier interessierende Problem völlig aus. Einen positiven Hinweis finde ich hingegen bei R. W. SMITH (1900b, S. 363), wonach in Nordamerika für *Osmunda* die Anfangsstadien der heterotypen Teilung vor der Synapsis ca. 2 Wochen, die Synapsis selbst 3—4 Tage dauern könne. Und J. H. SCHAFFNER (1901, S. 370) gibt für *Erythronium* gar an, daß die Embryosackmutterzellen in den Prophasen der Reduktionsteilung über 6 Monate verweilen können! Eine derartige Verzögerung ist uns für „typische" Kernteilungen unbekannt.

Nun existiert eine kleine Reihe von Angaben, daß auch in diesen Synapsis-ähnliche Bilder auftreten. Ein großer Teil von ihnen beruht sicherlich nur auf Verwechselungen mit artifiziellen Kontraktionen des

[1]) Der Name „Synizesis", den MAC CLUNG (1905) vorschlug, hat sich noch nicht allgemein durchgesetzt. Einige amerikanische Forscher (J. H. SCHAFFNER 1907, HYDE 1909, MAC AVOY 1912, 1913, L. E. HUMPHREY 1914) gebrauchten ihn schon seit langem. Neuerdings verwendet ihn aber auch die MORGANsche Schule (s. MORGAN 1919, S. 46) und SHARP (1921, S. 255). So dürfte er sich in der englisch geschriebenen Literatur zum mindesten einbürgern. Von deutschen Autoren benutzt ihn, soweit mir bekannt ist, bisher nur POLL (1920). Die Autoren sprechen deshalb von Synizesis, weil nach ihnen die „Synapsis" sich weiter erstreckt als auf das „Kontraktionsstadium". Sie soll die ganze Phase einschließen, in der die beiden elterlichen Chromatinfäden sich paaren. Wir wollen indes bis auf weiteres mit Synapsis noch die ursprüngliche Bedeutung verbinden.

Kerninhalts (z. B. NĚMEC 1898b, S. 2 bei verschiedenen vegetativen Organen, MURRILL 1900 im Archegon von *Tsuga*, WEBBER 1901 desgleichen bei *Zamia*, MIYAKE 1903a u. b desgleichen bei *Picea* und *Abies*, COKER 1903b ebenso bei *Taxodium*, CAMPBELL 1911b bei *Botrychium*; ferner DAVIS 1901 bei keimenden Sporen von *Pellia*, ROSENBERG 1903a im Oogon von *Plasmopara*, TRÖNDLE 1911 für *Spirogyra*, GRAHAM für die vegetativen Zellen von *Chomiocarpon (Preissia)*, V. SCHUSTOW 1913 für die der Wurzel von *Allium Cepa* usw.). Es bleiben jedoch einige gut beglaubigte Fälle, in denen auch somatische Zellen in Synapsis treten können und damit die Reduktionsteilung durchzuführen beabsichtigen. CHODAT (1906) beschrieb wenigstens für eine Integumentzelle von *Gingko*, daß sie völlig einer „richtigen" Archesporzelle glich. Weiterhin sah AFZELIUS (1916) einmal bei einer Epidermiszelle im Nucellus von *Oncidium* (Fig. 227) den Kern in Synapsis getreten[1].

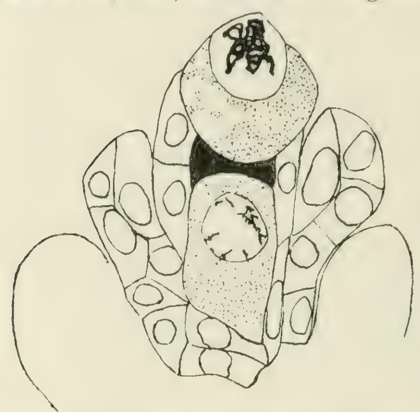


Fig. 227. *Oncidium praetextum*. „Sekundäre" Archesporzelle mit synaptischem Kern aus einer Epidermiszelle des Nucellus hervorgegangen. Vergr. 855. (Nach AFZELIUS.)

Die extremsten dieser Fälle könnten in LLOYDS (1902, S. 38) Beobachtungen bei *Asperula montana* gegeben sein. Dieser Forscher sah nämlich selbst einzelne Zellen des Funiculus neben dem normalen Embryosack nicht nur Archespor-Charakter annehmen, sondern sogar zu typischen Embryosäcken auswachsen. Mit andern Worten, die Tetradenteilung könnte hier gelungen sein. Ganz sicher ist das freilich nicht, wenn wir an ROSENBERGS (1906b) und SCHNARFS (1919) Funde für *Hieracium* denken, wo typisch somatische Zellen zu Embryosäcken werden können, ohne daß eine Reduktionsteilung vorhanden war. Aber für die dann konstatierte „Aposporie" haben wir bei *Asperula* keinerlei Anhaltspunkte. Auch TÄCKHOLMS (1915) Fund für *Fuchsia* (Fig. 228) würde in diese Kategorie gehören.

LAGERBERG (1909, S. 53) sah in dem drüsigen Gewebe an der Griffelbasis von *Adoxa* und *Sambucus* Kerne, die nicht nur in Synapsis, sondern darüber hinaus in jenes Stadium der heterotypen Prophase getreten waren, das wir als „Diakinese" (HAECKER 1897, S. 701) kennen lernen werden (Fig. 229). Die Chromosomen sind hier relativ verkürzt und liegen in Halbringen, Kreuzen usw. paarweise zusammen (vgl. auch SCHÜRHOFF 1918b für *Sambucus*). Und ROSENBERG (1909d, S. 47) fand Ähnliches einmal im Konnektiv von *Drosera rotundifolia* × *longifolia* an einer Stelle, die durch einen Insektenstich verändert war. In all diesen Fällen dürfte ein besonders starker Zufluß von Nährstoffen anzunehmen sein, aber das erscheint mir auch das Einzige, was wir für eine Ätiologie dieser Zellen erschließen dürfen. M. ISHIKAWA (1911a, S. 5) zitiert

[1]) Hier denke man an VERMOESENS (1911) Auffassung über den eigentlichen Umfang des „potentiellen Archespors" bei Orchideen.

FUJIIS im Colleg ausgesprochene Meinung, „daß die meiotischen Teilungsvorgänge wahrscheinlich durch die Wirkung chemischer Reizstoffe veranlaßt werden und demgemäß man die künstliche Meiosis in beliebigen Gewebezellen der Pflanzen und auch Tiere herbeiführen könnte, wenn man nur Näheres über die Natur dieser Reizstoffe kennen gelernt hätte". Man hat in Zellen mit starkem Stoffumsatz, wie dem Tapetum der Antheren, nach ähnlichen Bildern gesucht. Synaptische oder „diakinesenähnliche" Bilder sind hier öfters beschrieben (TAHARA 1910b, SCHÜRHOFF 1918b, S. 191, GATES und REES 1921), ja WINGE (1914, S. 17, 1917, S. 257) beobachtete bei *Humulus japonicus* einmal sogar eine Teilung mit deutlichen Ansätzen zu einer Durchführung der Zahlenreduktion. Aber dann wurde sie doch nicht vollendet, sondern es erfolgte typische Chromosomenlängsspaltung und -Einordnung in eine gewöhnliche somatische Spindel. Dieser Fund ist um so interessanter, als wir (s. Kap. 7) bei zahlreichen „parthenogenetischen" Pflanzen Beispiele dafür kennen lernen werden, daß ein ähnliches „Umkehren" mitten in der Teilung auch an „richtigen" Embryosack- oder Pollen-Mutterzellen vor sich gehen kann. Sollten hier gleiche oder ähnliche Gründe maßgebend sein?

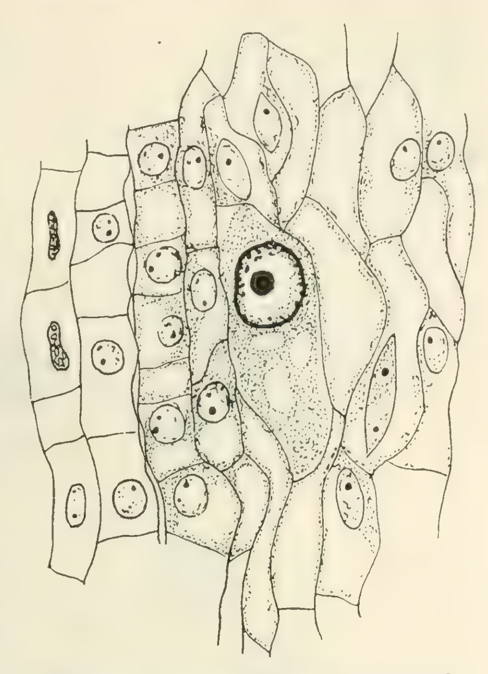


Fig. 228. *Fuchsia „Marinka"*. „Archesporzelle" im Leitgewebe des Funiculus. Vergr. 630. (Nach TÄCKHOLM.)

Es sei sodann auf einige Fälle hingewiesen, wo nicht von typischer Synapsis oder Diakinese die Rede ist, sondern nur von einzelnen Chromosomenformen, wie sie ähnlich denen der letztgenannten Phase sind. BUSCALIONI (1898a, S. 289) beschrieb sie im transitorischen Endosperm von *Vicia Faba*, MURBECK (1902b) im Nucellus von *Ruppia*, JUEL (1904b, S. 7) bei *Carex acuta*. Wenn wir über die Beeinflussung der Chromosomenform (Kap. 9c) sprechen werden, kommen wir darauf zurück.



Fig. 229. *Sambucus racemosa*. Kern aus dem drüsigen Gewebe an der Griffelbasis in „Diakinese". Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

GATES (1912, S. 1002) führt aus, daß bei *Oenothera* „for unknown reasons" gelegentlich die somatischen Chromosomen die Form von heterotypen annehmen können (Fig. 230c), und im Anschluß daran eine Paarung zu je 2, ähnlich wie in den Prophasen der heterotypen Teilung (Fig. 230d), vorhanden ist. Im Verlaufe der Mitose würde dann „nur" die Längsspaltung auszubleiben brauchen und die Reduktionsteilung wäre erreicht.

„It is impossible not to be struck by the numerous differences between this figure (c) and a normal somatic metaphase“ (a—b): die größere Länge der Spindel, die unregelmäßige Orientierung der Chromosomen usw. würden auch ganz abgesehen von der Paarungsfrage für den Vergleich mit einer Reduktionsteilung sprechen.

Eine größere Literaturdiskussion hat sich dann aber an einige zoologische Erfahrungen geknüpft, die man bei „malignen Tumoren“ gemacht hatte. FARMER, J. E. S. MOORE und WALKER (1903) sowie HAECKER

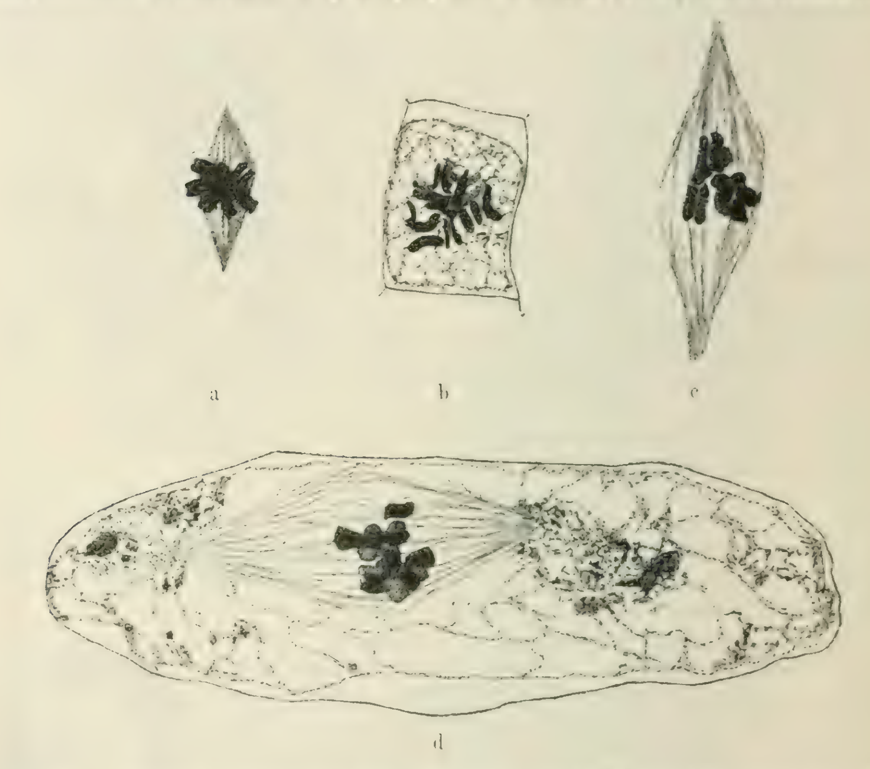


Fig. 230. *Oenothera Lamarckiana lata.* a und b normale Metaphasen in Seiten- und Polansicht. c eine „abnorme“ Mitose aus dem Nucellus, einer heterotypen ähnlich. d eine echte heterotype Teilung (Embryosack-Mutterzelle). Vergr. 3800. (Nach GATES.)

(1904c) war es aufgefallen, daß die Chromosomen hier oft ein diakineseähnliches Aussehen haben. Sie wollten daraus folgern, daß zum mindesten ein ähnlicher physiologischer Zustand in der Zelle vorhanden sei, wie es sonst in den Zellen der „Gonotokonten“ ist. Wenn HAECKER[1]) (1904c, 1907, S. 110, 1912, S. 105) aber so weit geht, von „deutheterotypen Mitosen“[2]) zu sprechen, so können wir ihm hierin nicht folgen. Freilich hat FLEMMING seiner Zeit (1887) den Namen der „heterotypen Mitose“ auf Grund der abweichenden Chromosomen*form* gegeben, heute aber ist für uns das Charakteristikum doch die unterbliebene Längsspaltung.

[1]) Auch 1904b kämpft er ausdrücklich gegen MONTGOMERY, der Reduktionsteilung und heterotype Teilung gleichsetzen möchte.

[2]) Auch möchte er (1907, p. 110) sie unter die „allotypen Teilungen“ rubrizieren.

Mag sein, daß das nicht ganz korrekt ist. Der ursprünglich aufgestellte Terminus hat eben, wie so oft, etwas den „Inhalt gewechselt". So lehnten auch Strasburger (1907b, S. 524ff.) und Grégoire (1910, S. 370ff.) Haeckers Argumente ab. Farmer, Moore und Walker glaubten allerdings in diesem speziellen Fall selbst eine Chromosomenverringerung festzustellen. Ja, manchmal betrug die Zahl „annähernd die Hälfte" der somatischen. Aber doch nur annähernd! Und v. Hansemann (1904, 1905) stellte schon fest, daß die „Reduktion" hier durch asymmetrische Mitose und Zugrundegehen einzelner Chromosomen zustande kommt (vgl. noch das Résumé bei Strasburger 1906, S. 82—84; hier weitere Literatur).

Ganz neuerdings hat übrigens Sakamura (1920, S. 105) für einen pflanzlichen „Tumor", nämlich die oft von uns genannten *Heterodera*-Gallen an Wurzeln, ähnliche Chromosomenformen gesehen, wie die Zoologen an ihren Objekten. Aber er sagt ausdrücklich, daß hier eine Herabsetzung der Chromosomenzahl nicht zu beobachten war.

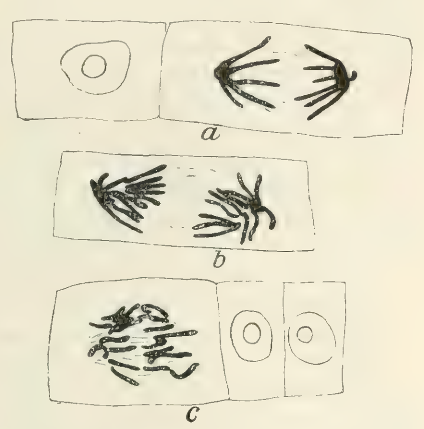


Fig. 231. *Vicia Faba.* „Vegetative Reduktionsfiguren" aus einer chloralisierten und nach 48 Stunden fixierten Wurzel. (Nach Němec.)

Man versuchte nun auch im Experiment das Auftreten echter heterotyper Mitosen zu erzwingen, nämlich durch zuvoriges Heraufsetzen der Chromosomenzahl auf das Doppelte oder Vielfache des Normalen. Wir werden weiter unten hören (Kap. 8), daß es bei Narkotisierung der Zellen relativ leicht möglich ist, vegetative Kernfusionen und „syndiploide" Kerne zu erzielen. Auch gelang es H. Winkler (1916) durch Pfropfung zwei vegetative Zellen und Kerne sich vereinigen zu lassen. Und letztgenannter Autor vermochte dadurch (s. Kap. 9b) besondere äußerlich gut unterscheidbare Organformen hervorzurufen. Immer aber traten von Zeit zu Zeit „Rückschläge zum normalen Habitus" auf (S. 443). Wenn auch die Chromosomenzahl der Kerne hier noch nicht gezählt werden konnte, so besteht doch kein ernstlicher Zweifel, daß sie die normale diploide war. Wie das, zellmechanisch betrachtet, möglich gewesen ist, wissen wir nicht, und wir müssen auf den Zufall hoffen, der uns vielleicht gerade einmal eine Zelle ins Präparat spielt, bei der diese „vegetative Chromosomenreduktion" vor sich geht. Denkbar wäre es ja auch, daß sie auf andere Weise zustande käme als die normale. So könnten unter Umständen die „überzähligen" Chromosomen einfach degenerieren (s. die soeben zitierten Publikationen von v. Hansemann (1904, 1905).

Němec (1903b, 1910a, S. 28ff., S. 438—450) (s. Fig. 231) beschrieb bereits bei chloralisierten Zellen wie auch nach Kernfusionen im Wundgewebe Bilder, die er für solche „direkten vegetativen Reduktionsteilungen" ansieht, bei denen ganze Chromosomen ohne Längsspaltung sich trennen. Aber andere Forscher, wie Strasburger (1907b, 1911),

KEMP (1910), LUNDEGÅRDH (1914a, S. 178) und SAKAMURA (1920) glauben nicht an ihre Realität, und wir müssen gleichfalls unbedingt zugeben, daß ein strenger Beweis noch aussteht.

Wo infolge sonstiger Kernfusionen die Kerne „polyploid" geworden waren, wie in Embryosackwandbelegen oder Endospermen (s. Kap. 8), da findet sich jedenfalls sicher keine Reduktion der Chromosomen ein. Das sah ich mit voller Deutlichkeit (TISCHLER 1900) bei *Corydalis cava*, und BONNET (1912b) bestätigte es für die fusionierten Kerne der Tapetenzellen. Wenn SAAME (1906) für die Kerne des Embryosackwandbeleges von *Fritillaria* oder CAMPBELL (1911a) für die des Endosperms von *Pandanus* tatsächliche Reduktionen zu sehen glaubten, so stellen wir uns dazu zunächst noch skeptisch. Denn es ist eine alte Erfahrung (s. Kap. 9a), daß gerade in diesen Geweben die Chromosomen so leicht verkleben, daß man meist zu niedrige Zahlen erhält. Erst müßte nach Art der NĚMECschen Versuche gezeigt werden, in welcher Form die Regulation zur Norm vorkommen soll, wenn wir die allgemeinen Behauptungen überhaupt weiter diskutieren.

Auf ein letztes Merkmal endlich ist noch bei somatischen Mitosen geachtet worden, um Ähnlichkeiten mit den Prophasen der Reduktionsteilung zu erhalten. Wir sagten, daß die für die homöotype Teilung bestimmte Längsspaltung schon in den Prophasen der heterotypen sich zu zeigen pflegt. Wenn dann die väterlichen und mütterlichen Chromosomen beide so früh längsgespalten nebeneinander liegen, so haben wir mithin vier Einheiten vor uns. Und man spricht infolgedessen von „Vierergruppen" [1]. In Kap. 6c werden wir sehen, was es damit für das Pflanzenreich auf sich hat. Schon jetzt sei betont, daß für zoologische Objekte, wo vielfach in der Reduktionsteilung deutliche Vierergruppen beschrieben sind, auch nach Narkotisieren in somatischen Geweben oder nach mechanischer Reizung ähnliches zutage zu treten schien (J. SCHILLER II, 1909). Aber SAKAMURA (1920) hat neuerdings an pflanzlichem Material gezeigt, daß es sich um etwas total anderes dabei handelt, nämlich um stärkere Markierung einzelner, linear aufeinander folgender Unterabschnitte eines Chromosoms („Chromomeren") [2] (vgl. weiterhin v. BAEHR 1920, S. 411). Und ebenso werden wohl auch die spontan vorkommenden Fälle, die DELLA VALLE (1907) mit großem Fleiß aus der Literatur zusammen gesucht hat, zu deuten sein, zumal der Autor selbst sagt, daß sie keine direkte Beziehung zur Chromosomenreduktion haben.

Ferner möchte ich die Angabe von HUTCHINSON (1915b) für *Abies*, von CHAMBERLAIN (1916) für *Stangeria* und von WENIGER (1918) für *Lilium*, wonach in der ersten Teilung des befruchteten Eies die homologen Chromosomen miteinander zusammen lagern und dann durch Querteilung „Vierergruppen" zustande bringen, nicht mit irgendwelchen Versuchen zu Reduktionsteilungen erklären. Denn die Zahl der Chromosomen wird ja gar nicht vermindert. Aus irgend einem uns unbekannten

[1]) Der Ausdruck „Chromatiden", den SHARP (1921, S. 230) für diese Einheiten anwendet, scheint mir kaum Aussicht zu haben, sich durchzusetzen. Ich möchte ihn für entbehrlich halten.

[2]) Vgl. auch die Erfahrungen über die Wirkung von Radium- und Röntgenstrahlen (KÖRNICKE 1905), Narkose (WÓYCICKI 1906) und höhere Temperaturen (LUNDEGÅRDH 1914a), siehe weiter unten (Kap. 7 und 9a).

Grunde mögen sich auch hier die Chromomeren stärker voneinander abgrenzen.

So müssen wir resigniert bekennen, daß wirkliche Beweise für somatische Reduktionen noch nicht erbracht sind. Trotzdem versuchten nun die Autoren immer wieder, den Gegensatz zwischen heterotyper und typischer Mitose zu überbrücken und womöglich „Zwischenstadien" zu finden. BONNEVIE (1908b), FRASER und SNELL (1911), LUNDEGÅRDH (1913a, S. 311, 1914b, S. 150), v. SCHUSTOW (1913), F. REED (1914) usw. bemühten sich darum. Am ernsthaftesten sind die Erwägungen LUNDEGÅRDHS. Aber auch hier kommen wir nicht weit, wenn wir hören (1914b, S. 157): „Die Synapsis wird auf besondere physiologische Bedingungen zurückgeführt, welche die für die somatische Mitose charakteristische Kernwandstellung der Chromosomen aufheben", oder (S. 151) „Welche stofflichen Verhältnisse dieses merkwürdige Verhalten des heterotypischen Prospirems bedingen, wissen wir nicht". Greifbarer ist der Versuch, die diakinetischen Chromosomenformen mit Entwicklungshemmungen zu erklären und in rein somatischen Kernen ähnliche zu erzeugen (vgl. Kap. 9c). Aber gerade die Hauptsache, die Herabsetzung der Zahl auf die Hälfte durch die verhinderte Längsspaltung und die eigenartige damit zusammenhängende Prophase, bleibt unerklärt (vgl. bereits GRÉGOIRE 1910, S. 370—377).

Die Tetradenzellen, welche durch die beiden allotypen Teilungen gebildet werden, pflegen häufig in „tetraedrischer" Anordnung zu liegen, weil die Teilungsachsen der beiden Mitosen aufeinander senkrecht stehen. Insbesondere ist das für die Sporenmutterzellen der „Kryptogamen" und die Pollen-Mutterzellen der Blütenpflanzen bekannt. Dagegen pflegen die Enkel der Embryosack-Mutterzelle in linearer Anordnung zu liegen[1]). Indessen hat diese Regel zahlreiche Ausnahmen. So findet sich neben tetraedrischer auch lineare Anordnung der jungen Pollenzellen bei *Fuchsia* (WIMMEL 1850), *Neottia* (GOEBEL 1880), *Orchis* (WILLE 1886), *Typha* (J. H. SCHAFFNER 1897c), *Asclepias* (W. C. STEVENS 1898b, STRASBURGER 1901b, FRYE 1901, GAGER 1902, DOP 1902), *Musa* (TISCHLER 1910), *Flagellaria* (PALM 1920), *Heliconia* (PALM 1920) usw. Und, um damit ein Beispiel aus ganz anderen Verwandtschaftskreisen zu vergleichen, sei an WEIRS (1912) Funde für die Enkelkerne bei dem Rostpilz *Coleosporium* auf *Anemone* und *Vernonia* erinnert, wo streng lineare Anordnung, gegen die sonst bei den Uredineen beobachtete Regel, vorhanden ist. Im Gegensatz dazu finden sich tetraedrische Anordnung anstatt der gewohnten linearen oder doch wenigstens Übergänge zwischen beiden ein bei den Teilungen der Embryosackmutterzellen von *Larix* (JUEL 1900b), *Potamogeton* (HOLFERTY 1901), *Iris* (KÖRNICKE 1901b), *Aralia* (DUCAMP 1902), *Ruppia* (MURBECK 1902b), *Cynomorium* (JUEL 1903b), *Adoxa* (LAGERBERG 1909), *Smilacina* (MAC ALLISTER 1909), *Urtica* (STRASBURGER 1910b), *Burmannia* (A. ERNST und CH. BERNARD

[1]) Daß die E. S. M. Z. sich durch zwei allotype Teilungen in vier Zellen zerlegen, daß wir also ein genaues Homologon zu den Pollen-M. Z. haben, erscheint uns jetzt ganz selbstverständlich. Tatsachlich hatte auch STRASBURGER (1879a, S. 33) diesen Gedanken schon ausgesprochen, aber nur, um ihn wieder zu verwerfen. HAECKER (1897), MOTTIER (1898a), DUGGAR (1899) lehrten dann freilich ihre Homologie. Aber erst JUEL (1900a b), SCHNIEWIND-THIES (1901) und KOERNICKE (1901b) haben sie durch den genauen Vergleich der Einzelheiten karyologisch begründet.

1911), *Myricaria* (FRISENDAHL 1912), *Neurada* (MURBECK 1916), *Aristolochia* (JACOBSSON-STIASNY 1918) usw. usw. Und vor allem gehören hierher die 16kernigen Embryosäcke mit ihren in einer Zelle bleibenden Tetradenkernen (vgl. oben S. 221). Aber allein räumliche Verhältnisse scheinen an diesen Differenzen schuld zu sein. Das finden wir von GOEBEL (1880, S. 441, 1898/1901, S. 795) bis zu SUESSENGUTH (1920, S. 9) immer wieder hervorgehoben. Wo die Zellen besonders lang gestreckt sind, erfolgt lineare Aufteilung, wo sie der Kugelform sich nähern, tetraedrische.

Bei manchen niederen Organismen können, auch wenn sonst bereits Gewebebildung auftritt, die Tetradocyten sich abrunden und jede ein neues „Individuum" begründen, so bei *Oedogonium* (vgl. auch die Betrachtungen über eine Phylogenie der Reduktionsteilung bei CLAUSSEN 1915, S. 514). In anderen Fällen aber findet man auf nicht viel anderer Organisationshöhe ein Verkümmern von zwei resp. drei der vier Enkelkerne und damit eine Herabsetzung der Zellenzahl. Davon hören wir für Desmidiaceen (KLEBAHN 1891), Zygnemataceen (CHMIELEWSKI 1890[1]), KARSTEN 1908, TRÖNDLE 1911, KURSSANOW 1911a), Mesotaeniaceen (wenigstens für *Spirotaenia* nach PASCHER, mitgeteilt von KAUFFMANN 1914, S. 767, nicht dagegen für *Cylindrocystis* nach KAUFFMANN), Characeen (OEHLKERS 1916) und Diatomeen, sowohl für die pennaten mit ihrer Reduktionsteilung vor der Copulation (KLEBAHN 1896, KARSTEN 1896, 1897a u. b, 1898, 1899, 1900, 1912) wie auch für die „Centricae" mit ihren allotypen Teilungen nach der Kernverschmelzung (KARSTEN 1904[2]).

Bekannt ist ja auch das Zugrundegehen einzelner ganzer Zellen, die aus der Tetradenteilung hervorgingen, bei den Fucaceen. *Fucus* bildet in drei Teilungsschritten, von denen die beiden ersten allotyp sind, noch acht Kerne, deren jeder zum Mittelpunkt einer Eizelle wird. Bei anderen Gattungen ist dagegen die Zahl der entwickelten Eier auf vier, ja auf zwei oder eins herabgesetzt, da die übrigen Kerne früh degenerieren (OLTMANNS 1889, 1904, S. 520, 1905, S. 47, FARMER und WILLIAMS 1898, SIMONS 1906[3]), N. B. GARDNER 1910, NIENBURG 1910[3]), TAHARA 1913[3]) und GETMAN 1914). Von letzterem wurde *Hormosira* untersucht, und hier ist vielleicht eine Abweichung von dem Verhalten der übrigen zu beobachten. Die überzähligen Kerne schienen

[1]) Dieser Forscher hatte für *Spirogyra* aber irrtümlicherweise nur die Degeneration von zwei anstatt korrekt von drei Nuclei wahrgenommen. Und gleichfalls irrig war dann seine Annahme einer Fusion der beiden restierenden.

[2]) KARSTEN spricht hier für *Corethron Valdiviae* (S. 552) nur von zwei Kernen nach der Reduktions-Teilung, deren einer degeneriert, und nicht von vier. Ist die homöotype Teilung ausgefallen? (Vgl. oben S. 359). Der Hallenser Forscher sagt jedoch ausdrücklich, daß die Einzelheiten der Teilungen hier noch nicht festgestellt wären.

[3]) Miß SIMONS studierte *Sargassum*. Als Ausnahme fand sie zwei Male Oogone mit acht Eiern, einmal eins mit zweien. Die Regel ist allerdings nur ein Ei. NIENBURG erkannte dann, daß die Teilungen hier erst nach dem Ausstoßen des Oogon-Inhalts ins Wasser durchgeführt werden. Dabei degenerieren sieben Kerne.

Daß jedoch bei den einzelnen Species hierin Differenzen bestehen können, lehrt uns die Arbeit von TAHARA (1913), denn der japanische Autor zeigte, daß z. B. bei *S. Horneri* die drei Teilungen noch im Oogon stattfinden und hier sieben der acht Kerne degenerieren. Wenn ausnahmsweise die überzähligen Kerne alle oder zum Teil erhalten blieben, resultierten abnorme Keimlinge.

nämlich nicht früh zu degenerieren, wie das sonst immer der Fall ist, sondern es bildeten sich typische acht Eier, aber vier von ihnen starben vorzeitig ab.

Bei den Florideen sind gleichfalls nicht immer alle Tetraden-Abkömmlinge lebensfähig, so werden bei *Scinaia* (nach SVEDELIUS 1915) zwar noch alle vier Kerne gebildet, aber einer allein überlebt die übrigen, und bei *Nemalion multifidum* scheint nach CLELAND (1919) gar nur noch der eine Dyadenkern in eine weitere Teilung zu treten, während der andere sofort degeneriert.

Unter den Ascomyceten finden wir die extremsten Beispiele für Degenerationen einiger der acht in drei Teilungsschritten gebildeten Nuclei, deren erste beiden wieder den meiotischen entsprechen, bei manchen Erysiphaceen, z. B. bei *Phyllactinia* (HARPER 1905). Hier persistieren im Ascus schließlich nur zwei von den acht Nuclei. Bei der Helvellacee *Verpa* degeneriert nach KOMARNITZKY (1914) gar schon einer der Dyadenkerne im „Epiplasma“ und ebenso ein Kern aus dem zweiten Teilungsschritt. So ist schließlich nur ein einziger tetradogener Kern vorhanden, der sich freilich dann in einem dritten Teilungsschritt in zwei teilt. Nach F. MOREAU und Madame MOREAU (1918)[1]) endlich degenerieren von den acht Kernen der Ascolichene *Solorina* vier Nuclei.

Wenden wir uns jetzt den Archegoniaten zu, so haben wir auch hier ein gelegentliches Zugrundegehen einzelner Tetradocyten oder ihrer Kerne. Das gibt wenigstens CAMPBELL (1920) für das Lebermoos *Calobryum Blumei* an, bei dem von den vier Tetradenabkömmlingen drei degenerieren. Und gleiches wissen wir von manchen heterosporen Farnen (*Marsilia*, *Salvinia*, s. Résumé bei CLAUSSEN 1915, S. 514, *Azolla* W. M. PFEIFFER 1907). Ganz allgemein sehen wir es dann bei den Embryosack-Mutterzellen der Gymno- und Angiospermen. Selbst wenn einmal anstatt einer Zelle hier zwei oder mehrere am Leben bleiben und „auskeimen“ (d. h. zu Embryosäcken werden), haben wir bald eine Konkurrenz unter den Zellen, und eine allein bleibt übrig resp. befruchtungsfähig. In weitaus den meisten Fällen ist es die der Chalaza nächstgelegene Zelle, die wohl die besternährte ist, seltener gerade die oberste, der Mikropyle zu gelagerte. STRASBURGER (1879a) deckte ein solches Beispiel zuerst für *Rosa livida* auf. Seitdem haben wir eine ganze Anzahl Fälle, in einigen (Onagraceen nach TÄCKHOLM 1915) scheint dies „Merkmal“ sogar systematisch verwendet werden zu können. Ganz selten entwickelt sich eine der beiden dazwischen liegenden Zellen weiter, so nach SAXTON (1907) bei *Cassia tomentosa*.

Für die Pollen-Mutterzellen kennen wir eine solche Degeneration einiger Zellen nur ausnahmsweise. In erster Linie scheint dies für Cyperaceen charakteristisch zu sein (STRASBURGER 1884a, S. 11, JUEL 1900b, SUESSENGUTH 1920).

Auf einen ökologischen Nutzen der Chromosomen-Reduktion gerade während der Sporen- oder Keimzell-Bildung machte H. WINKLER (1906, S. 265) aufmerksam, insofern als es dem Organismus dadurch möglich ist, mit einem Male ohne Mehraufwand von Kernmaterial die doppelte Anzahl von Vermehrungszellen zu bilden. Ein notwendiges Korrelat

---

[1]) Die Autoren hatten anfangs (1916) geglaubt, daß überhaupt nur zwei Teilungsschritte im Ascus vorhanden wären.

dazu ist dann allerdings die Befruchtung, von deren — in phylogenetischem Sinne — ursächlicher Bedeutung für die Einführung der Chromosomen-Reduktion wir ja oben ausgingen.

b) Der Verlauf der hetero-homöotypen Mitosen bei den Thallophyten

Inhalt: Die allotypen Teilungen bei den Plasmodiophoraceen, Myxogasteres, Volvocalen und Saccharomyceten, desgleichen bei den höherstehenden Pflanzenklassen der Conjugaten, Chlorophyceen, Phaeophyceen, Rhodophyceen, Phycomyceten, Ascomyceten, Uredineen und nichtparasitischen Basidiomyceten. Die isolierte Stellung der Diatomeen mit ihrer „Centralspindel".

Wie die typische Kernteilung, so ist auch die heterotype in erster Linie bei den höheren Pflanzen untersucht worden, weil bei den Thallophyten die Kleinheit der Kerne ein Detailstudium vielfach sehr schwierig macht. Ja in sehr vielen Fällen ist man hier schon froh, wenn man aus dem Auftreten zweier so charakteristischer Bilder, wie Synapsis oder Diakinese es sind, überhaupt nur schließen kann, daß in einer bestimmten Zelle die Chromosomenreduktion sich abspielt und demzufolge hier der Kernphasenwechsel beginnt. Hatten wir aber bei der typischen Teilung noch Mitosen mit besonderen Karyosomen als „Promitosen" (vgl. Kap. 5b) unterschieden, so wird jetzt selbst dieser Unterschied wegfallen. Denn es ist sehr charakteristisch und spricht im übrigen nicht für die Bedeutung dieses „persistenten Nucleolus" als notwendigen „Teilungsorgans", daß die nämlichen Pflanzen bei ihrer hetero-homöotypen Teilung auch ohne Karyosome auskommen.

Wenigstens ist das der Fall bei den Plasmodiophorales und Saccharomyceten, die bisher allein genauer studiert wurden. Den Flagellaten fehlt ja eine Sexualität und damit die Chromosomenreduktion. S. Nawaschin (1899), v. Prowazek (1905), Maire und Tison (1909, 1911a), Osborn (1911) schilderten das genauer für *Plasmodiophora*, *Sorosphaera*, *Tetramyxa* und *Spongospora*. Es geht daraus hervor, daß der Nucleolus in den Prophasen völlig verschwindet und das Kernnetz ungefähr zur nämlichen Zeit an eine Seite des Kerns in Form eines synaptischen Knäuels zusammengedrängt wird. Darauf bildet sich eine auf Centriole centrierte Spindel aus, welche die Doppelchromosomen, d. h. je 2 und 2 einander genäherte und zu einer neuen vorübergehenden Einheit verbundene Chromosomen, in sich aufnimmt. Je eines dieser „ganzen", also nicht einer Längsspaltung folgegebenden, Chromosomen, rückt darauf zu einem Pole. Unmittelbar auf diese Teilung folgt die homöotype, in der man von Anfang an deutlich konstatieren kann, daß die Zahlenreduktion durchgeführt ist. Auch das von Němec (1911b) studierte *Sorolpidium Betae* scheint sich ganz ähnlich zu verhalten: gibt dieser Forscher doch ausdrücklich an, daß hier, entgegen der normalen Mitose, die Nucleolen bald verschwinden. Centriole waren zufällig nur schwach zu sehen. (Vgl. auch die fragmentarischen Angaben für eine andere Chytridiacee, nämlich die von Kusano (1912, S. 172) für *Olpidium viciae*).

Die Reduktionsteilung der Myxogasteres wurde, freilich ohne daß man damals das charakteristische gerade dieser Teilung ahnte, zuerst von Lister (1893) bei *Badhamia utricularis* und von Rosen (1893) bei *Fuligo varians* untersucht. Frl. Kränzlin (1907) fand dann bei

Arcyria cinerea eine Synapsis, nähere Angaben vermochte sie aber auch noch nicht zu geben. Erst JAHN (1908) schilderte die heterotype Mitose etwas genauer für *Ceratiomyxa* (Fig. 232). Er sah in den Prophasen in Verbindung mit dem Nucleolus im Kerninnern eine eigenartige graue diffusfärbbare Masse mit deutlichen Streifen als Spindelbeginn auftreten. Aber „sie verhüllt die vorher so scharf unterschiedenen Chromosomen derartig, daß man auch bei scharfer Differenzierung nur noch unbestimmte Klumpen erkennt. In der Nähe der Kernmembran häuft sich die dunkle Substanz am dichtesten an". JAHN glaubt wohl mit Recht hier ein Gegenstück zur Synapsis zu sehen (d—e). Jedenfalls sind kurze

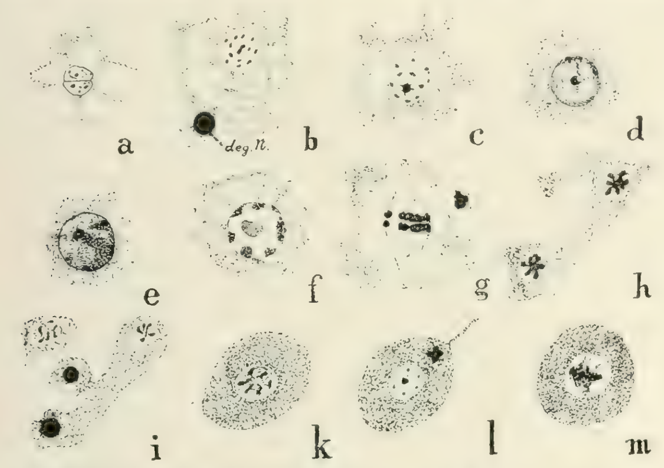


Fig. 232. *Ceratiomyxa spec.* Reduktionsteilung. a Kerncopulation. b Fusionskern, daneben ein degenerierender Nucleus. c diploider Kern, kurz vor der Teilung. d—e Synapsis. f Diakinese. g heterotype Spindel in Metaphase. h Dyadenkerne kurz vor ihrer Rekonstruktion. i desgl., z. T. degenerierend. k—l Kerne vor der nächsten Mitose. m Prophase dieser Teilung, Vergr. 800. Die Kerne der Fig. d—g sind ein wenig größer gezeichnet. (Nach JAHN.)

Zeit nachher die Kerne ganz verändert. „Das Innere ist wieder klar, die grauen Bänder sind verschwunden, und deutlich abgegrenzt tauchen die Chromosomen wieder auf". Aber sie sind jetzt vergrößert und im Gegensatz zu vorher in reduzierter Zahl (f). Während des Synapsis-Stadiums ist also, wohl auch durch Aneinanderlegen je zweier somatischer, eine Scheinreduktion durchgeführt. Und im Verlauf der heterotypen Spindel (g) werden dann die beiden Paarlinge voneinander getrennt. Die Spindelfigur ist lang ausgezogen. In h sehen wir noch die Dyadenkerne kurz vor ihrer Rekonstruktion, in i beginnt eine Degeneration des unteren. Daß nun bei der von JAHN untersuchten *Ceratiomyxa* eine Kernruhe folgt und dann anscheinend zwei somatische Mitosen, deuteten wir oben (S. 359) schon an, als wir sagten, eine unmittelbar folgende homöotype Teilung fehle hier. Fig. k—m zeigt uns die Vorstadien dazu. E. W. OLIVE (1907b) hat irrtümlicher Weise diese beiden somatischen für allotype genommen.

Wenden wir uns jetzt zu den Abkömmlingen der Flagellaten mit gefärbten Plastiden, so ist hier die Reduktionsteilung einzig und allein für eine Volvocale beschrieben worden und das auch erst in aller-

letzter Zeit. W. ZIMMERMANN (1921) studierte sie nämlich bei *Volvox aureus*. Wie zu erwarten, spielte sie sich in der keimenden Zygote ab. Der Kern nahm beträchtlich an Volumen zu und ließ allmählich in seinem Innern die Stränge seines Gerüstwerks deutlicher in Erscheinung treten. Und manchmal konnte man scharf ihre paarige Anordnung wahrnehmen. Der Nucleolus „scheint zu zerfallen: möglicherweise werden seine Reste aus dem Kern ausgestoßen. Vielleicht stehen die zahlreichen randkörperartigen Gebilde, die gerade während dieser Vorbereitungstadien sehr häufig sichtbar werden", damit im Zusammenhang. Die Persistenz eines Karyosoms war ja schon nach dem Verhalten in den vegetativen Mitosen nicht zu erwarten (s. oben S. 264). Bald zeigte sich auch eine synaptische Kontraktion und kurze Zeit darauf die Diakinese mit ihren Doppelchromosomen in Form von Ringen oder „Tetraden". Die Metaphase wie der Schluß der heterotypen Teilung dürften ganz nach der Norm verlaufen. Über die sich anschließende homöotype Mitose macht W. ZIMMERMANN keine weiteren Mitteilungen.

Sonst wären von denjenigen Organismenklassen, die wir oben (Kap. 5b) vor den übrigen Thallophyten vorwegnahmen, noch die Saccharomyceten und die Hemiasci mit ihren primitiven oder „primitiv gewordenen Merkmalen" zu besprechen. Auch hier dürfte im Gegensatz zu der somatischen Mitose eine Beteiligung des Nucleolus gänzlich ausgeschlossen sein. Wenigstens berichtete der beste Forscher auf dem Gebiete der Hefezytologie, GUILLIERMOND (1913, S. 409) schon zusammenfassend für *Saccharomyces*, daß zwar gewisse Autoren, wie JANSSENS und LEBLANC (1898) eine Durchschnürung des Nucleolus zu sehen geglaubt hätten, aber es hätte sich gezeigt, daß diese Angaben irrig sind; und „certains aspects du noyau permettent d'admettre cependant que le noyau subit une mitose analogue à celle qu'on observe chez les Ascomycètes supérieurs". Genauere Daten gibt er dann (1917) für *Schizosaccharomyces octosporus*. Innerhalb des Kerns bildet sich ein „fuseau achromatique" aus, „offrant en son milieu une agglomération de grains très petits et plus ou moins distincts qui représentent les chromosomes assemblés en plaque équatoriale". Selbst Centriole konnten an den Spindelenden gesehen werden. Darauf zeigt sich eine Spindelverlängerung, und während dieser Zeit scheint die Kernwand resorbiert zu werden. Der Nucleolus selbst kann während der Telophase noch erhalten sein und liegt dann neben der Kernteilungsfigur. Schließlich löst er sich im Cytoplasma auf, während die Rekonstruktion der Tochterkerne ihren normalen Lauf geht.

Die homöotype Teilung folgt unmittelbar darauf in ähnlicher Weise. Über ihre Unterschiede ließ sich noch nichts aussagen, da exakte Chromosomenzählungen sowie Bilder über die Längsspaltungen der Kernsegmente bisher unmöglich waren.

Für *Endomyces decipiens* macht JUEL (1921) ganz ähnliche Angaben und schildert den Verlauf der Teilungen folgendermaßen: „Die Kernwandung bleibt während des ganzen Teilungsprozesses erhalten, und die Spindel liegt anfangs diametral im Kern mit ihren Polen in der Kernwandung. Am Äquator liegt eine dichte Chromatinmasse, in der die einzelnen Chromosomen nicht zu unterscheiden sind. Ebensowenig kann man die Fasern unterscheiden, welche die achromatische Spindel bilden. In späteren Stadien verlängert sich die Spindel erheblicher.

Zuweilen dehnt sich dabei auch die Kernwandung entsprechend aus, öfters dringt aber das eine oder beide Enden der Spindel durch dieselbe hervor. Wie sich die Chromosomen während der Teilung verhalten, konnte ich wegen der Kleinheit dieser Objekte nicht ermitteln." So sehen wir, daß gerade die Hauptfrage, nämlich die Chromosomenreduktion, zurzeit auch hier noch unentschieden ist. JUEL neigt zu der Annahme, daß eventl. an Stelle der fehlenden Kernkopulationen im jungen Ascus eine solche zwischen den Endprodukten der Teilungen im Ascus stattfindet. Er ist sich aber darüber klar, daß das vorläufig ganz hypothetisch ist.

Für *Dipodascus albidus*, eine andere „Hemiascee" hat JUEL (S. 9) auch nur einige Bilder erhalten, von denen er sagt: „Aus der Größe dieses Kerns und aus dem Aussehen der Prophase darf man wohl schließen, daß hier eine Reduktionsteilung vorliegt. *Taphridium umbelliferarum* und *T. algeriense* lassen gleichfalls nur Indizien dafür erkennen, daß in den Sporangien sich zwei allotype Teilungsschritte abspielen."

Taphrina endlich (vgl. schon S. 273) ließ wenigstens bei den beiden Spezies *Pruni* und *Rostrupiana* etwas deutlichere Bilder erkennen. Die heterotype Teilungsfigur „dürfte noch innerhalb der Kernhöhlung liegen, diese scheint aber von keiner Kernwand umgeben zu sein. Der Nucleolus liegt nicht mehr in dieser Höhlung, sondern öfters neben ihr, und seine Form kann ziemlich verschieden sein. Die schmale und zarte Spindel ist an den Enden spitz, und die Spitzen sind etwas dunkler gefärbt. Die Chromosomen sind winzig, ihre Zahl und Form konnte nicht konstatiert werden". Die Kernfiguren der zweiten Teilung sind kleiner als die der ersten. Für *Taphrina aurea* hält JUEL (S. 30) irgend eine Form der „Amitose" (resp. Promitose) nicht für ausgeschlossen. Näheres vermochte er indes nicht auszusagen[1]).

Gehen wir jetzt erst, bevor wir uns zu den übrigen Pilzen wenden, um unsere obige Reihenfolge einzuhalten, zu den Conjugaten und Chlorophyceen über. Unter den ersteren nahm ja *Spirogyra* mit ihrem Amphinucleolus eine Sonderstellung ein. KARSTEN (1908) und TRÖNDLE (1911) haben ausführlichere Angaben über die meiotischen Teilungen gemacht. Und es zeigte sich, daß der Charakter des Nucleolus auch hier der gleiche wie bei der typischen Mitose geblieben ist. Speziell schildert KARSTEN, wie er bei beginnender Teilung stark aufquillt und „helle Ballen" ins Plasma entläßt, die zu den Polen geführt werden. Aus dem Rest entstehen darauf die Chromosomen. Die Synapsis wird ausdrücklich angegeben, wenn sie auch nicht eine ganz so charakteristische Ballung der „Chromatinfäden" zeigte, als das die höheren Pflanzen haben. Die Reduktionsspindel ist ungewöhnlich breit und besteht aus ziemlich parallel laufenden Fasern; ähnliches lernten wir ja auch für die somatische Mitose kennen. Bezüglich der Chromosomendifferenzierung haben wir zwei verschiedene Typen. Bei *Sp. calospora* und *neglecta* (TRÖNDLE) nämlich bildet sich noch zuerst die somatische Zahl heraus, und diese zählt man selbst noch in den Dyadenkernen. Dagegen sind bei *Sp. neglecta* (TRÖNDLE) und *Sp. jugalis* (KARSTEN) zwar auch zu

[1]) Abbildungen für *Protomyces* siehe bei v. BÜREN (1915, Taf. II). Eingehendere Angaben fehlen indes.

Beginn der heterotypen Teilung die Chromosomen in diploider Zahl, „aber sie sind zu Paaren angeordnet, deren Glieder auf der Wanderung nach den Polen sich zu je einem Chromosom vereinigen, aber nicht völlig verschmelzen". Damit könnte dann die etwas atypische Ausbildung der Synapsis zusammenhängen. Die Längsspaltung für den zweiten Teilungsschritt wird auch bereits wieder angedeutet, und so sehen wir denn „Vierergruppen-ähnliche" Bilder. Wir haben hier somit einen, ja wir dürfen

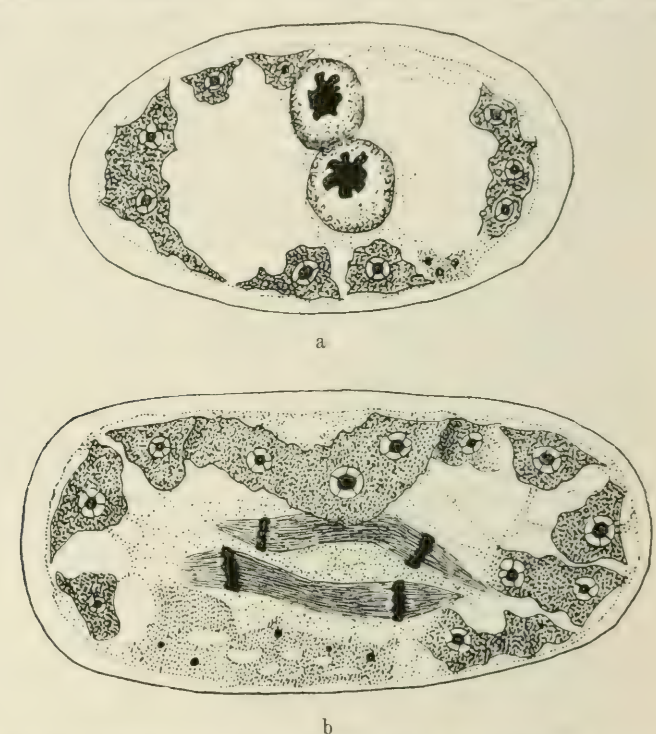


Fig. 233. *Spirogyra calospora*. a Beginn der zweiten Reifungsteilung, die Dyadenkerne in Prophase. b die beiden homöotypen Mitosen in Anaphase; die Spindeln sind eigenartig verbogen. (Nach TRÖNDLE.)

sagen, den einzigen phylogenetisch zu verwertenden Modus für ein allmähliches Herausbilden der Reduktionsteilung. Für unsere späteren Ausführungen wollen wir als besonders wichtig hervorheben, daß das seitliche Aneinanderlegen, die „Parasyndese" (HAECKER 1907, p. 74) oder „Parasynapsis" (FARMER 1912b) sich hier einwandfrei feststellen ließ[1]). Nur dient dazu erst der zweite, homöotype Teilungsschritt (Fig. 233). Einen recht eigenartigen Eindruck gewähren die Spindeln der allotypen Teilungen in den Anaphasen (Fig. 233b). Wir sehen hier nämlich meist eine ganz ungewöhnliche Verlängerung. So sagt KARSTEN von *Sp. jugalis* bezüglich der heterotypen Spindel, daß sie schließlich den ganzen Zellraum von einer Längsseite zur anderen durchquere, während

[1]) Allein HAECKER (1921, S. 362) will selbst diesen klaren Fall noch nicht als absolut beweisend gelten lassen.

sie in den Pro- und Metaphasen auf einen ziemlich kleinen Raum beschränkt bliebe. Die Doppelchromosomen erschienen bei seinem Objekt „stets in langem Zuge hintereinander dieser Spindel angereiht", gelangten dann aber in normaler Weise zu den Polen. Die homöotypen Spindeln können in ihren Achsen untereinander in einem Winkel von 90°, aber auch parallel gelagert sein (TRÖNDLE).

Sonst wäre noch zu bemerken, daß die Reduktionsteilung bei *Sp. jugalis* erst kurz vor der Keimung einsetzt, während sie bei den von TRÖNDLE untersuchten Arten sich bald nach der Kernkopulation noch während des Reifens der Zygote einfindet. Vielleicht läßt sich diese Differenz einmal ökologisch verwerten.

Von anderen meiotischen Teilungen der Konjugaten liegen noch ausführlichere Mitteilungen vor für *Zygnema* (KURSSANOW 1911a) und für *Cylindrocystis* (KAUFFMANN 1914). Ersterer fand bereits eine „ziemlich typische Synapsis", auf die bald eine Diakinese folgte. Der Nucleolus ist zwar während dieses Stadiums noch vorhanden, aber sehr „verbleicht". Die Chromosomenpaarung soll wieder noch nicht durchgeführt sein. Wann das der Fall ist, vermochte KURSSANOW nicht festzustellen. Es wäre das von höchstem Interesse, da wir gerade die Synapsis als die „Phase der Vereinigung" zu bezeichnen pflegen. In der Metaphase ist jedenfalls die Reduktion vollendet, wie Verf. meint, durch endweises Aneinanderkleben von zwei homologen Chromosomen, also durch eine „Metasyndese" (HAECKER 1907, S. 74) oder „Telosynapsis" (FARMER 1912b). Vielleicht läßt sich aber *Zygnema* doch der Norm annähern, wenn wir auch hier eine gegenseitige „Berührung" der chromatischen Fäden in der Synapsis annehmen, und diese nur durch die darauf folgende Spaltung der Chromosomen etwas verwischt wird. Die weiteren Einzelheiten der beiden Teilungsschritte bieten nichts besonders Erwähnenswertes.

KAUFFMANN (1914) gibt für *Cylindrocystis* an, daß bei frühzeitig aufgelöstem Nucleolus in den Prophasen der ersten Teilung „Chromatinkörper" in diploider Zahl auftreten, die sich darauf paarweise miteinander vereinigen, aber ohne daß das so spät geschieht wie nach KURSSANOW bei *Zygnema*. Die Nucleolen finden sich erst wieder nach Schluß der zweiten Teilung in den Tetradenkernen ein.

Die Desmidiaceen (*Cosmarium*, *Closterium* usw.) sind seit KLEBAHN (1891) auf ihre allotypen Mitosen hin nicht mehr untersucht. Und damals konnte der Autor noch keine Details für die uns heute interessierenden Punkte geben. Aus räumlichen Gründen kann hier die Spindel fast zu einer Scheibe zusammengedrückt sein, offenbar, weil die Chloroplasten an den Spindelpolen eine Längenausdehnung verhindern. Demgegenüber hatten wir bei *Spirogyra* ja gerade ein entgegengesetztes Extrem verwirklicht.

Was nun die Reduktionsteilung bei den Chlorophyceen anlangt, so erwähnten wir bereits (vgl. oben S. 358), daß sie in ihrem wahren Charakter zuerst CH. E. ALLEN (1905b) für *Coleochaete* erkannt und beschrieben hat (Fig. 234). Die synaptische Ballung (a) war freilich nicht ganz so weitgegangen, als das meist sonst der Fall ist. Ob der darauffolgende Fadenknäuel (b) „ununterbrochen" war oder nicht, ließ sich nicht feststellen. Die hier beginnende Längsspaltung würde nur die vorher vereinigten homologen Chromosomen wieder trennen. Schließlich finden

sich einzelne deutlich gesonderte Kernsegmente ein, die sich bis zur Diakinese fortgesetzt verkürzen. Die Spindel scheint hier ganz intranucleär zu entstehen, wobei sich der Kern in der Richtung der Spindelachse verlängert. Besondere Centrosomen oder Centriole wurden an

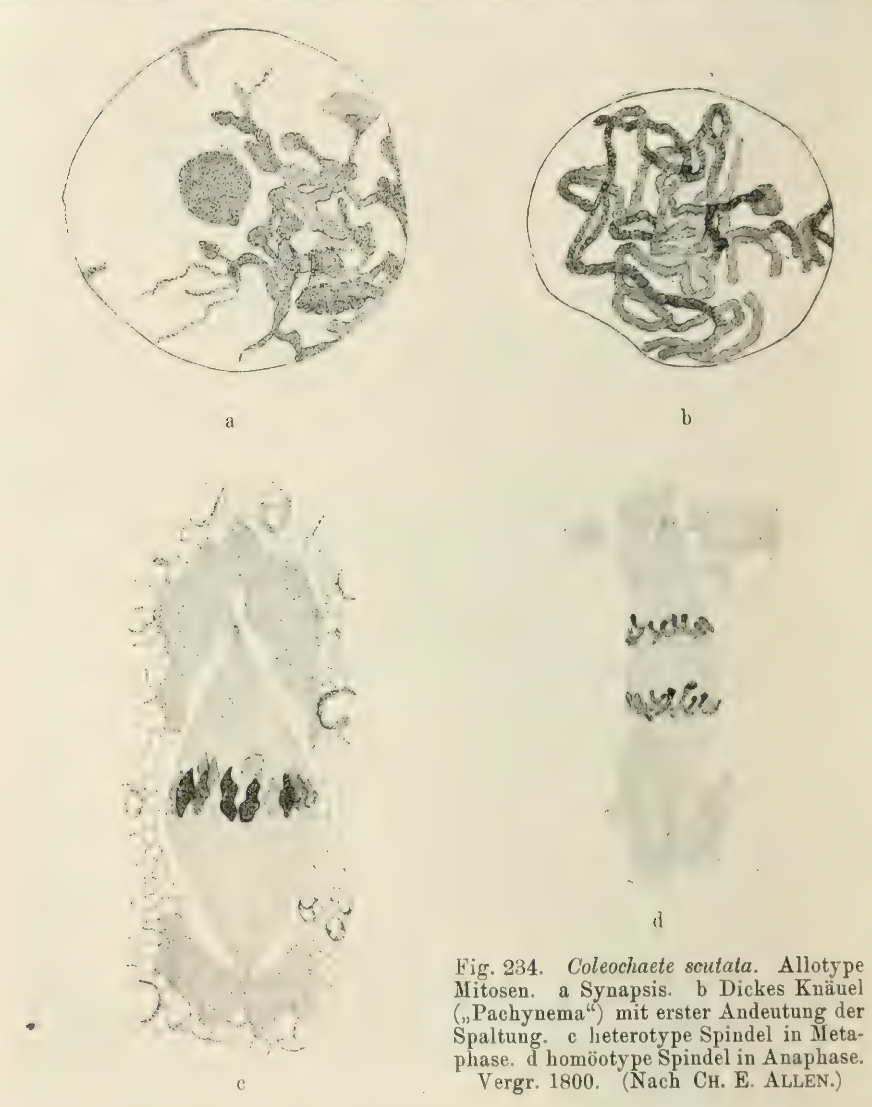


Fig. 234. *Coleochaete scutata.* Allotype Mitosen. a Synapsis. b Dickes Knäuel („Pachynema") mit erster Andeutung der Spaltung. c heterotype Spindel in Metaphase. d homöotype Spindel in Anaphase. Vergr. 1800. (Nach CH. E. ALLEN.)

den Polen nicht gesehen. Die Chromosomen in der Reduktionsspindel (c) glichen sehr denen der höheren Pflanzen. Im Gegensatz zum langsamen Fortschreiten der ersten Teilung wird die zweite (d) sehr rasch durchlaufen. Die Chromosomen waren hier „lang und schmal, auffallend verschieden von denen der ersten Teilung".

Weitere Angaben für die Grünalgen sind mir nicht bekannt geworden.

Für die Phaeophyceen kommen vorzugsweise die klassischen Schilderungen in Betracht, die STRASBURGER (1897a) sowie FARMER und WILLIAMS (1898) für *Fucus* gaben. Leider waren sich diese Autoren damals noch nicht bezüglich des Charakters der Teilungen klar. Demzufolge haben wir hier noch keine Angaben über die charakteristischen Prophasen. Nur wußten sie bereits, daß überhaupt in ihnen die Chromosomenreduktion durchgeführt wird, und sie sahen, daß die zwei rasch aufeinander folgenden Teilungsschritte „an die auch sonst auf die Reduktion der Chromosomenzahl im Pflanzenreich" bezüglichen erinnern (STRASBURGER 1897a, S. 334). „Was im Einzelnen sich hierbei an den Chromosomen abspielt, ist wegen der geringen Größe derselben nicht zu ermitteln". Das besorgte erst YAMANOUCHI (1909a) in seiner schönen Arbeit, die von prinzipieller Wichtigkeit geworden ist. Denn der japanische Forscher, der für die höheren Pflanzen sich von der Existenz einer „Parasyndese" in den Prophasen der ersten Teilung überzeugt hatte (vgl. Kap. 6c), sah bei *Fucus*, wie er ausdrücklich betont, daß die Paarung in diesem Sinne unterblieb und die Einzelchromosomen sich hintereinander anordneten. In der Synapsis finden wir sie ausgesprochen nach einem „Pol" feld (RABL 1885) orientiert (Fig. 235a); jede Schlinge entspricht dabei zwei somatischen mit den Enden zusammenhängenden Chromosomen. Seltener (b) sah er ihre Centrierung nach zwei Punkten, und dann fanden sich im allgemeinen keine verbindenden Chromatinstränge vor. Daß das gelegentlich doch vorkommt, zeigt uns unsere Figur. Nach Aufhören des synaptischen Stadiums legen sich die beiden Schenkel eng aneinander und bilden so die Doppelchromosomen. Hier also würden wir einen reinen Typus von „Metasyndese" vor uns haben. Auch scheint die erste Teilung darin von den bisher beschriebenen Modi abzuweichen, daß eine Längsspaltung hier überhaupt noch nicht auftritt, sondern die Spaltung des zweiten Schrittes erst während dieses selbst stattfindet. Selbstverständlich wäre für diese wichtigen Angaben eine Bestätigung von anderer Seite trotz der Zuverlässigkeit des Autors sehr erwünscht. NIENBURG (1910), der mit *Cystosira* und *Sargassum* arbeitete, ist geneigt, im wesentlichen YAMANOUCHI zuzustimmen (S. 172), muß aber zugeben, daß er die eigentümliche Schlingenbildung in der Synapsis selbst nicht gesehen habe. Jedenfalls dürfen wir aus starrer Orthodoxie nicht von vornherein jeden anderen Modus als den der Parasyndese ausschließen wollen. Haben wir doch bereits bei *Spirogyra*, *Zygnema* usw. Variationen in der Form des Zusammenlegens der Chromosomen kennen gelernt. Wir werden weiter unten (Kap. 9d) sehen, daß es uns aus theoretischen Gründen schwer fallen würde, an eine Metasyndese zu glauben, sofern hier in einem Chromosom auch wie bei den Blütenpflanzen einzelne qualitativ verschiedene „Chromomeren" hintereinander gelagert sind.

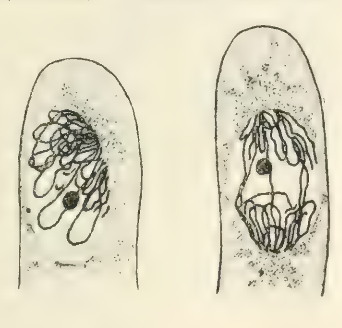


Fig. 235. *Fucus vesiculosus.* Beginn der heterotypen Mitose im Antheridium. Kerne in Synapsis. a Schlingen auf einen, b desgl. auf zwei Pole centriert. Einige Fäden verbinden die beiden Komplexe. (Nach YAMANOUCHI.)

Von den systematisch tiefer stehenden Ectocarpeen hat KYLIN (1918) die Reduktionsteilung bei *Chorda filum*, wenn auch nur flüchtig, studiert. Gerade über das bei *Fucus* aufgeworfene Problem des wahren Modus der Reduktionsteilung sagt er nichts, er gibt allein an, daß im Gegensatz zu den somatischen Mitosen „spiremähnliche" Fäden vorhanden sind, die den Kernraum durchziehen. Auch beschreibt er eine echte Diakinese, die YAMANOUCHI und NIENBURG nicht abbilden. Die Cutleriaceen hat wieder der ebengenannte japanische Autor (1909b, 1912, 1913b) untersucht. Sowohl für *Cutleria* wie für *Zanardinia* meint er die Metasyndese beweisen zu können. Die Dictyotaceen endlich erforschten MOTTIER (1900) und WILLIAMS (1904). In Einzelheiten differieren beide. So leugnet MOTTIER ein continuierliches Spirem, für dessen Existenz in gewisser Phase sich WILLIAMS einsetzt. Ob dieser immer seine Stadien richtig seriiert hat, ist mir nicht ganz sicher. Denn er beobachtete, daß auf das Stadium zweier umeinander geschlungener Fäden noch eine Art von „Ruhestadium"[1]) und dann erst ein dickes bereits längsgespaltenes Fadensystem folgt, das sich in Einzelchromosomen zerlegt. Wie die Reduktion der Chromosomen genau vor sich geht, konnten beide Autoren noch nicht entscheiden.

Für die Rhodophyceen haben wir bereits bei der Schilderung der somatischen Teilungen (vgl. oben S. 282ff.) die Frage der Centrosomenpermanenz sowie die der intra- oder extranucleären Spindelanlage behandelt. Wir hörten, daß hier divergierende Ansichten vorliegen. Diese werden in gleicher Weise auch für die meiotischen Teilungen geäußert. Als hervorstechendstes Merkmal lernten wir oben die außerordentliche Verkürzung der Chromosomen auch in den frühen Prophasen kennen, die niemals bis zur völligen Berührung führte. Ein continuierliches Spirem konnte sich infolgedessen ganz unmöglich bilden. Da ist es von hohem Interesse, daß einige Autoren, zum mindesten vorübergehend, in der heterotypen Prophase einen „durchgehenden Faden" gesehen haben. So beschreibt es YAMANOUCHI (1906) für *Polysiphonia*, SVEDELIUS (1914b) für *Nitophyllum*, (1915) für *Scinaia*, CLELAND (1919) für *Nemalion*. Ja selbst KYLIN, der im allgemeinen nicht von der notwendigen Existenz eines continuierlichen Spirems überzeugt ist, sah bei *Griffithsia* (1916a, S. 117) ein solches in völlig typischer Weise (entgegen J. F. LEWIS 1909) und bei *Rhodomela* (1914) eine „sehr lockere Synapsis", die nach ihm freilich „sicher nur eine untergeordnete Rolle" spielt. Bei *Bonnemaisonia* (KYLIN 1916c) sowie bei *Batrachospermum* (KYLIN 1917) konnten die fraglichen Stadien bisher nicht aufgefunden werden.

Des weiteren wäre auf die bei manchen Species ungewöhnlich lange Persistenz der Kernmembran hinzuweisen. YAMANOUCHI (1906) gibt gar für *Polysiphonia violacea* an, daß sich beide Reifungsteilungen innerhalb der ursprünglichen geschlossen bleibenden Kernhöhlung abspielen können. Ferner fällt wieder die sehr schwach differenzierte

[1]) In diesem wurde gebildet „a very large number of very fine threads with numerous granules, very variable in size and disposition, crossing the nuclear cavity in all directions, and in many places appearing to form a reticulum". Man könnte höchstens an gewisse Stadien während der Oogenese mancher Tiere denken, in denen die Einschaltung einer „Wachstumsperiode" den Verlauf der eigentlichen Teilung vor der Diakinese etwas aufzuschieben vermag (s. z. B. SHARP 1921, S. 233).

Spindel auf, die in Centrosomen centriert sein kann. Nachgewiesen sind sie aber nicht überall (s. Fig. 236). Die Angabe von SVEDELIUS (1911), daß bei *Delesseria* in den Prophasen der heterotypen Teilung möglicherweise eine „Einwanderung von Chromatinkörnern" aus dem Nucleolus vor sich gegangen sei, verdient zum mindesten Nachuntersuchung, ehe sie glaubhaft wird (vgl. oben S. 283). Auch macht mich die Angabe

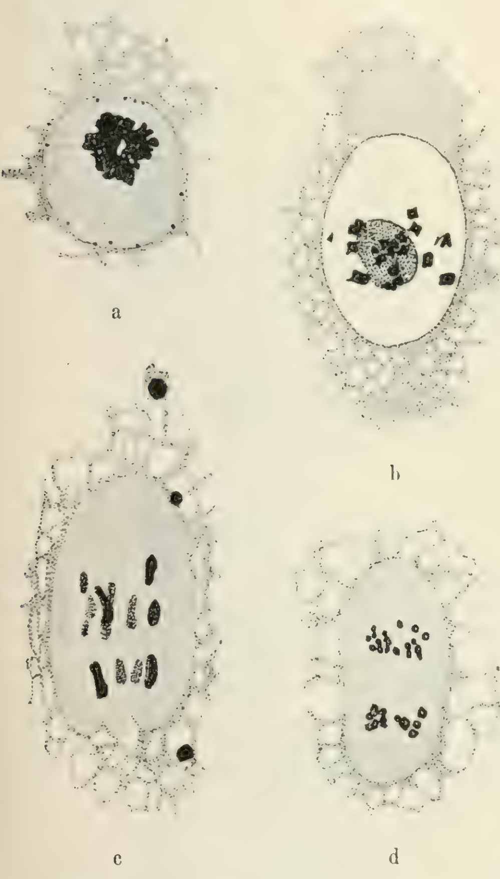


Fig. 236. *Delesseria sanguinea.* Allotype Teilungen. a Kern in Synapsis. b beginnende Diakinese. c heterotype Spindel in Anaphase. d homöotype Spindel in Anaphase. Vergr. 2500. (Nach SVEDELIUS.)

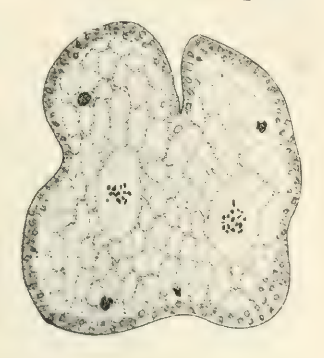


Fig. 237. *Delesseria sanguinea.* Tetrasporen-Mutterzelle mit den beiden homöotypen Spindeln in Metaphase. Vergr. ca. 600. (Nach SVEDELIUS.)



Fig. 238. *Nitophyllum punctatum.* Homöotype Spindel in Anaphase. Eigenartige „Centrosomen". Vergr. ca. 1500. (Nach SVEDELIUS.)

stutzig, daß hier ein typisches Spirem geleugnet wird. — Im übrigen sind die Diakinese (b) wie die Wanderung der Chromosomen in der heterotypen (c) und homöotypen (d) Spindel ohne besondere Abweichungen von dem Üblichen. Fig. 237 bietet uns bei schwacher Vergrößerung noch ein Bild von den beiden homöotypen Teilungen und der beginnenden Zellteilung; in Fig. 238 endlich sehen wir für *Nitophyllum* eigenartige „Centrosomen" an den Spindelenden. Sie weichen indes stark von dem ab, was wir sonst von Florideen-Centrosomen wissen (vgl. oben S. 283). —

Es ist nicht zu verwundern, daß die so kleinen Kerne der Phycomyceten nur schwierig die charakteristischen Phasen der allotypen Teilungen erkennen lassen. Sie sind in der keimenden Zygote zu suchen, nachdem man sie früher öfters irrtümlich in den heranwachsenden Antheridien und Oogonien aufzufinden meinte.

Außer einigen mehr gelegentlichen Beobachtungen von CLAUSSEN (1908, S. 154) an *Saprolegnia* erscheinen nur die Angaben von KRÜGER (1910) für *Albugo* und *Peronospora* sowie die von BURGEFF (1915) für *Phycomyces* einwandfrei. KRÜGER gibt an, daß hier die Spindel auffallend lang gestreckt und groß sei, mit deutlichen Centrosomen an den Polen. Die Chromosomen schienen ziemlich unregelmäßig eingelagert und in der heterotypen Mitose erheblich höher an Zahl zu sein als in der homöotypen. BURGEFF (1915, S. 359) macht für *Phycomyces* Angaben, die sich ähnlich deuten lassen. Auch er sieht die Chromosomen in der ersten Reifungsteilung in diploider Zahl, die dann zu zwei Partien auseinandergehen. Aus diesen Beobachtungen darf man wohl schließen, daß entweder die diploiden Chromosomen sich gar nicht fest in den Prophasen zusammenlegen, oder daß diese Lagerung recht frühzeitig wieder gelockert wird. Wir brauchen nicht einmal an den vorher erwähnten Fall von *Zygnema* (s. S. 377) als Analogon zu denken. Denn auch bei den höheren Pilzen werden wir Bilder erhalten, die eine frühzeitige Unabhängigkeit der beiden Partner eines Paares ergeben.

Schon oben hörten wir (S. 289 ff.), daß bei den Ascomyceten wegen der Kerngröße gerade die Mitosen im Ascus besonders gern auf die Details der Teilung hin studiert worden sind. Eine schöne Zusammenfassung haben wir wieder in dem oft erwähnten Aufsatz von GUILLIERMOND (1913, S. 505—516). Hier wollen wir nur die Hauptsachen anführen. Die ersten Forscher, welche die Karyokinesen des jungen Ascus untersuchten, waren FISCH (1885a), GJURASIN (1893), DANGEARD (1894c), vor allem aber HARPER (1895a, 1896, 1897, 1899, 1900a, 1905) und GUILLIERMOND (1904c, 1905a, d usw.). MAIRE (1905a, c) wies jedoch zuerst nach, daß die erste Ascusteilung eine Reduktionsteilung darstellt. Er vermochte auch bei *Galactinia succosa* als erster eine deutliche Synapsis aufzufinden. Die Einordnung der Chromosomen in die heterotype Spindel beschrieb er bereits richtig als ziemlich unregelmäßig. Nur glaubte er irrtümlich an die Existenz besonderer „Protochromosomen“, die als Mittelpunkte der definitiven Chromosomen anzusehen sein sollten. GUILLIERMOND (1905d) zeigte dann völlig klar, daß sie nicht existieren; nur unzureichende Differenzierung beim Färbeprozeß war schuld an dem Versehen. Dieser Forscher stellte ferner fest, daß die Spindeln in ihrem Aussehen außerordentlich verschieden sein können (Fig. 239, 240). Manche haben winzig kleine Chromosomen, während andere solche wie bei den höheren Pflanzen aufweisen.

Im übrigen dürfen wir aus den Resultaten der angeführten Autoren sowie der neueren: FAULL (1905, 1911, 1912), J. B. OVERTON (1906), SANDS (1907), DANGEARD (1907) und zahlreicher anderer (s. die Literatur bei der Angabe der Chromosomenzahlen in Kap. 9a), folgendes als Ergebnis hinstellen. Die Spindeln sind auf Centriole hin gerichtet. MAIRE und VUILLEMIN (1907) möchten diese auf intranucleären Ursprung zurückführen, während die anderen Forscher ihn, wohl mit mehr Recht, als extranucleär auffassen. (S. a. GUILLIERMOND 1913, S. 408,

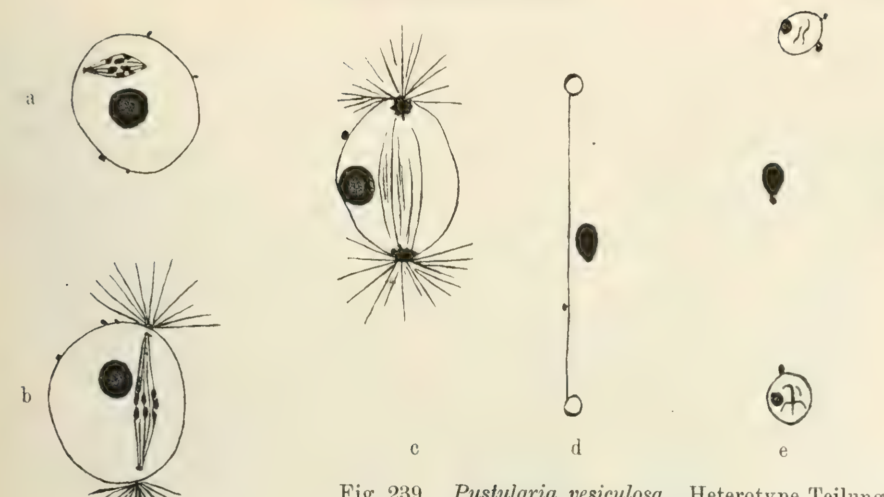


Fig. 239. *Pustularia vesiculosa.* Heterotype Teilung. a erste Anlage der intranucleären Spindel. b die Spindel hat sich vergrößert. An beiden Polen liegen extranucleäre Centrosomen mit Strahlungen. c die Tochterchromosomen an den Polen, trotzdem ist die Kernmembran immer noch nicht aufgelöst. d—e Bildung der „farblosen" Tochterkerne, die anfangs noch durch Karyodesmose aus Spindelsubstanz verbunden sind. Die Nucleolen sind selbst nach Verschwinden dieser nicht völlig gelöst. (Nach GUILLIERMOND.)



Fig. 240. *Peziza rutilans.* Heterotype Teilung. a Beginn der Prophase. b das Centrosom und die erste Halbspindel tritt auf, die Chromosomen bereits differenziert. c Metaphase. d Ende der Anaphase; die Spindel hat sich nach Auflösung der Kernmembran sehr verlängert. e Telophasen, Reste der Verbindungsspindel sind zwischen den Tochterkernen noch vorhanden. (Nach GUILLIERMOND.)

der früher selbst ein Hervorgehen aus dem Kerninnern für möglich gehalten hatte[1])).

Die Spindeln werden ferner intranucleär angelegt[2]), und wieder wie bei der somatischen Mitose (s. oben S. 290 und Fig. 182) bilden sich die Halbspindeln getrennt aus; die zweite davon wird erst formiert, nachdem das ursprünglich einzige Centriol sich geteilt hatte und das eine Tochtercentriol an der Kernmembran entlang gewandert war, bis es dem andern annähernd gegenüberstand. Wenn ARNAUD (1912, 1913) für





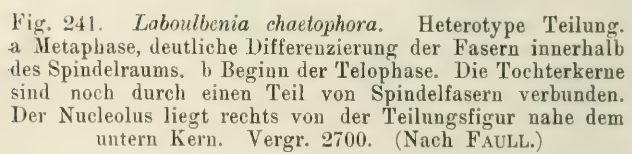


Fig. 241. *Laboulbenia chaetophora.* Heterotype Teilung. a Metaphase, deutliche Differenzierung der Fasern innerhalb des Spindelraums. b Beginn der Telophase. Die Tochterkerne sind noch durch einen Teil von Spindelfasern verbunden. Der Nucleolus liegt rechts von der Teilungsfigur nahe dem untern Kern. Vergr. 2700. (Nach FAULL.)

Apiosporium meint, daß der Spindelpol Nucleolarsubstanz aufnehme, so halten wir das freilich für eine ziemlich willkürliche Annahme. Der Zeitpunkt der Membranauflösung ist sehr verschieden (Fig. 239—241)[3]). Und besonders merkwürdig ist die starke Spindelverlängerung, die häufig nach dem Verschwinden der Kernwand einsetzt und so die Tochterkerne weit voneinander trennt. Ein Rest der Fasern verbindet dann karyodesmotisch

[1]) Vgl. die Angaben GUILLIERMONDs (1911a, 1913), auf die wir oben (S. 290) aufmerksam machten. Schon 1904b hatte er übrigens gesehen, daß z. B. bei *Aleuria cerea* das Centrosom „dans une petite échancrure du noyau" gelagert war.

[2]) FR. M. BACHMANN (1913) möchte für *Collema* indes einen extranucleären Ursprung für erwiesen halten.

[3]) Ein relativ frühes Verschwinden ist beschrieben worden z. B. von HARPER (1905) bei *Phyllactinia corylea*, von FAULL (1905) bei *Lachnea albocincta*, von MAIRE (1905b) bei *Rhytisma acerinum*, *Anaptychia ciliaris*, von FR. M. BACHMANN (1913) für *Collema pulposum*, von KOMARNITZKY (1914) für *Verpa bohemica*.

noch lange die Tochternuclei. Wenn einzelne Autoren, wie FAULL (1905, 1912) für eine Differenzierung der Spindel in „Central-“ und „Mantelfasern“ sich einsetzen (Fig. 241), scheint mir das, nach dem was wir oben ausführten (S. 322), nicht sehr wahrscheinlich. Die Nucleolen werden nicht, oder doch nur ausnahmsweise (F. u. Mad. MOREAU 1915) in den Prophasen aufgelöst. Sie können bis über die Telophasen hinaus nahezu unverändert neben der Spindel liegen bleiben. In Fig. 242 (a) finden wir selbst noch während einer weitgegangenen Rekonstruktion der Tochterkerne das Kernkörperchen gut erhalten (CLAUSSEN 1912). Die neuen Nucleolen hatten sich bereits lange gebildet. Schließlich (242 b) werden sie doch völlig im Cytoplasma des jungen Ascus untergehen[1]).

Sehr deutlich ließ sich zeigen, daß die Spaltung für den homöotypen Teilungsschritt bereits in den Prophasen der heterotypen Teilung vor sich geht. Aber einzelne Autoren wollten nicht nur diese, sondern auch noch die dritte meiotische Mitose als reduktionell auffassen. Das hing damit zusammen, daß viele an eine doppelte Kernfusion im Entwicklungsgange der Ascomyceten glaubten (vgl. Kap. 8). Vor allem hat da die Schule von FRASER (s. Literatur S. 290) gemeint, die „Brachymeiosis“ des dritten Teilungsschrittes zu erweisen, indem einfach die eine Hälfte der ganzen Chromosomen dem einen, die andere dem anderen Pole zuwandern sollte. Es ist indes jetzt schon sicher, daß das irrig ist. GUILLIERMOND (1909 a, 1911 a) nahm vor allem auf Grund seiner früheren und inzwischen erweiterten Erfahrungen eingehend dazu Stellung. Ebenso haben SCHIKORRA (1909), W. H. BROWN (1909 b, 1910 b, 1911 b, 1915), BROOKS (1910), JOLIVETTE (1910), CLAUSSEN (1912), FAULL (1912), KILLIAN (1918) usw. gezeigt, daß eine Brachymeiosis nicht existiert; zum mindesten spricht garnichts dafür, daß man etwas anderes als eine normale hetero-homöotype Teilung im Ascus anzunehmen habe. DANGEARD und seine Schule (s. Kap. 8) waren naturgemäß von vornherein dagegen, denn der FRASERsche Modus wäre nach ihnen „überflüssig“ gewesen. Und er wurde es noch mehr, als CLAUSSEN wirklich

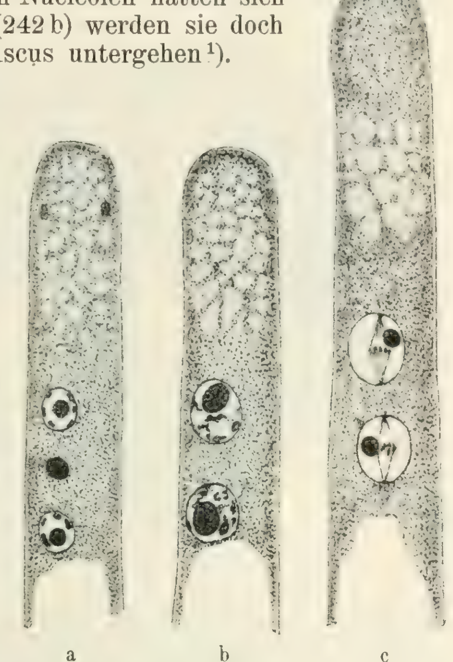


Fig. 242. *Pyronema confluens.* Teilungen im Ascus. a die beiden Dyadenkerne: zwischen ihnen noch der Nucleolus von der ersten Teilung erhalten. b Dyadenkerne in „Ruhe“. c die homöotypen Spindeln. a und b Vergr. 1750. c Vergr. 2140. (Nach CLAUSSEN)

[1]) Ältere phantastische Vorstellungen über das Verhalten der Nucleolen siehe bei DITTRICH (1898).

nachgewiesen hatte, daß die noch von HARPER und seiner Schule postulierte doppelte Kernfusion auf einer Täuschung beruhte.

Für die Ustilagineen fehlen uns brauchbare Angaben über die allotypen Teilungen (vgl. auch oben S. 291). Dagegen liegt eine umfangreiche Literatur für die Uredineen vor (siehe die Schilderung der somatischen Mitosen S. 292 ff.). Die meiotischen Teilungen finden sich hier bei der Bildung der „Basidien“, d. h. normal bei dem Auskeimen der Teleutosporen, und wo solche im Entwicklungsgang der Art nicht vorkommen, dafür immer unmittelbar nach der Kernfusion

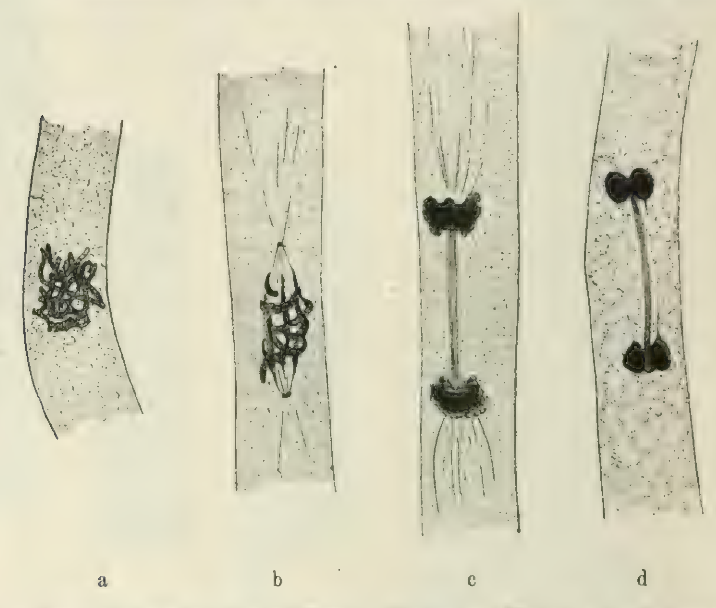


Fig. 243. *Gymnosporangium clavariaeforme.* Heterotype Teilung. a „Spiremstadium“, die Kernwand ist schon gelöst. b Reduktionsspindel mit den unregelmäßig verteilten Chromosomen. c Telophasen der gleichen Teilung, die beiden Tochterchromosomenkomplexe noch durch die Spindelreste miteinander verbunden. d noch weiter vorgeschrittenes Stadium, an dem unteren Pole befinden sich zwei getrennte Chromatinmassen. Vergr. 1900. (Nach BLACKMAN.)

(vgl. Kap. 8). Noch bevor man den Charakter der diesbezüglichen Teilungen kannte, haben POIRAULT und RACIBORSKI (1895c) die heterotypen Mitosen bei *Coleosporium Euphrasiae*, SAPPIN-TROUFFY (1896) bei *Gymnosporangium clavariaeforme* und *Coleosporium Sonchi*, JUEL (1898) bei *Coleosporium Campanulae*, HOLDEN und HARPER (1903) wieder bei *Coleosporium Sonchi arvensis* beschrieben. SAPPIN-TROUFFY sprach schon von einer „véritable réduction de la substance chromatique“; JUEL glaubte individualisierte Chromosomen nicht zu sehen, auffallen tat ihm wieder die starke Verlängerung der Spindel, die schließlich langcylindrisch wird und die Tochterkerne durch ihre Streckung weit voneinander entfernt.

HOLDEN und HARPER sahen dann eine Synapsis sowie eine Sonderung in Chromosomen, die sich indes niemals wie bei den somatischen Mitosen in eine flache Äquatorialplatte anordneten. Die

Spindeln waren auf Centriole gerichtet. BLACKMAN (1904) bestätigte das und bildete im übrigen bereits die Teilungsfiguren ziemlich korrekt ab (Fig. 243). Aber schon für die homöotype Teilung konnte er distinkte Chromosomen nicht mehr differenzieren. Für *Coleosporium Tussilaginis* gibt der gleiche Forscher (1911a) für die erste Spindel eine abweichende Art der Kernteilung an. Die Kernspindel war zwar gut abgegrenzt, auch Centriole und „Polstrahlungen“ waren vorhanden, ja selbst ein „Spirem“ ließ sich beobachten; aber dieses verschwand dann wieder und das chromatische Material verteilte sich „körnig“.

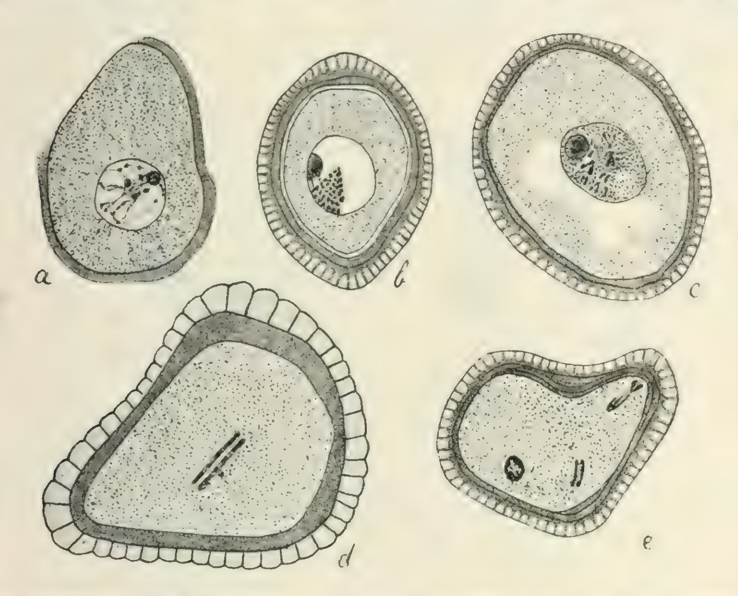


Fig. 244. *Endophyllum Sempervivi.* Allotype Teilungen kurz vor dem Auskeimen der Aecidiosporen. a Kern vor der Synapsis. b in Synapsis. c die Herausdifferenzierung der Chromosomen in den Prophasen der ersten Teilung. d heterotype Spindel. e die beiden homöotypen Spindeln. (Nach HOFFMANN.)

Ohne Chromosomen zu bilden, sollten diese Körnchen sich in die Spindel einordnen und nach den beiden Polen zu verteilt werden. Ich glaube vielmehr, daß es die Chromosomen selbst gewesen sind, die BLACKMAN gesehen hat, die vielleicht nur kleiner als gewöhnlich ausgebildet waren.

Etwas einwandfreier war die Beschreibung der beiden Reifungsteilungen, die HOFFMANN (1912) für *Endophyllum* gab. Wir reproduzieren die Hauptphasen in Fig. 244, weil es sich dabei um einen jener Fälle handelt, in denen sie nicht bei den keimenden Teleutosporen, sondern nach der Aecidiosporenbildung auftreten. Man sieht, daß beide Mitosen sich sogar abspielen, bevor ein Keimschlauch gebildet ist. Synapsis (b), Chromosomenausbildung bei noch geschlossener Kernmembran (c) und Diakinese, wie auch die beiden Spindeln (d, e) ließen sich auffinden. Die heterotype Figur war gerade hier im Vergleich mit einer typischen auffallend klein. Auch KUNKEL (1914) bildete für *Caeoma nitens* einige Stadien der beiden Reifungsteilungen ab, ohne größere Ausführlichkeit zu geben. Aber im gleichen Jahre hat dann Mad. MOREAU (1914a, b, c) die beiden allotypen

Teilungen für *Coleosporium Senecionis* und daneben auch für *C. Melampyri* und *C. Sonchi* mustergültig studiert. In Fig. 245 sehen wir die Prophasen

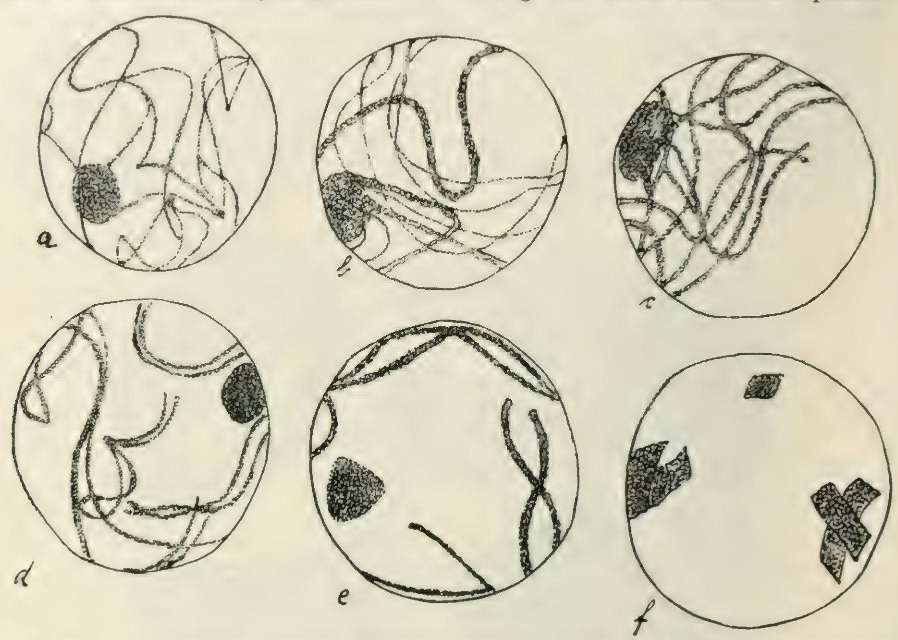


Fig. 245. *Coleosporium Senecionis.* Prophasen der heterotypen Teilung. a „Leptonema". b Verschmelzung zweier Fadensysteme zu einem. c das dicke Fadenknäuel („Pachynema"). d die Spaltung der Fäden. e Beginn der definitiven Chromosomenausbildung. f Chromosomen in Diakinese. Vergr. 3000. (Nach Madame MOREAU.)



Fig. 246. *Coleosporium Senecionis.* Fortsetzung der heterotypen Teilung. a Metaphase. b Anaphase. c Telophase, beide Tochterkerne noch durch Spindelreste verbunden. d Interkinese, das Cytoplasma zwischen den Kernen ist schon völlig spumoid geworden. Vergr. 2400. (Nach Madame MOREAU.)

der heterotypen Teilung, das „Leptonema", d. h. das feine Fadenwerk vor der Synapsis (a), die darauffolgende Verschmelzung zweier Fäden zu einem (b), das daraus hervorgehende dicke Fadenknäuel („Pachy-

nema") (c), seine Spaltung oder richtiger seine Wiedertrennung in die ursprünglichen beiden homologen Fadensysteme (d), den Beginn der definitiven Chromosomenausbildung (e), sowie ihre allmähliche Verkürzung bis zur Diakinese (f). Fig. 246 zeigt uns dann die weiteren Stadien von der Meta- bis zur Telophase mit der fertigen Spindel und die Auflösung der Fasern. Immer aber bleiben noch die beiden Tochterkerne durch einen Rest der Spindel in gegenseitiger Verbindung. Erst in der Zwischenphase zwischen den beiden Teilungen (d) ist das Cytoplasma wieder wie in einer ruhenden Zelle. Die homöotype Mitose sehen wir endlich in Fig. 247. Es fällt das frühzeitige Verschwinden der Kernmembran auf, sowie die kurze Spindelfigur. Die Längsspaltung der Chromosomen war bereits nach der Regel während der vorigen Teilung durchgeführt und geht jetzt bis zur definitiven Trennung weiter. Weil die Spalthälften in der ersten Teilung aber häufig nur noch mit einem Ende zusammenhängen, treten sie V förmig in die Prophasen der homöotypen Figur ein. Die letzte Beschreibung endlich, und zwar für *Cronartium ribicola*, stammt von COLLEY (1918, S. 641). Er bestätigt im wesentlichen die Angaben Mad. MOREAUS. Nur die Zahl der Chromosomen läßt er nicht auf zwei normiert sein, sondern sieht deren eine größere Menge (vgl. Kap. 9a). Man sieht, im Prinzip verhalten sich die Uredineen genau so wie die höheren Pflanzen, nur die Centriole an den Spindelenden weichen von der dort herrschenden Norm ab.



Fig. 247. *Coleosporium Senecionis*. Homöotype Teilung. a Prophase („Spirem"). b Metaphase. c Anaphase. d Telophase. Vergr. 2400. (Nach Madame MOREAU.)

Die parasitische Auricularinee: *Eocronartium muscicola*, die FITZPATRICK (1918a) untersuchte, können wir als Übergang zu den übrigen Basidiomyceten ansehen. In den Prophasen der ersten Reifungsteilung zeigen sich die Chromosomen noch in diploider Anzahl; darauf bildet sich ein kontinuierliches Spirem und eine Synapsis aus; Längsspaltung der Chromosomen und Segmentierung des Fadens folgen. Die intranucleäre Spindel ist auf Centriole gerichtet, die Chromosomen schienen regelmäßiger zu den Polen zu gelangen als bei den Uredineen. Die Kernmembran löste sich im Gegensatz zu diesen erst zur Zeit der Anaphase auf, bald darauf verschwanden die Nucleolen. Die homöotype Spindel entsprach, abgesehen von ihrer geringen Größe und der verschiedenen Bewertung der Chromosomenspaltung in allem Wesentlichen der heterotypen.

Die nicht-parasitischen Basidiomyceten sind bei der Basidienentwicklung schon oft auf ihre allotypen Mitosen hin studiert worden. WAGER (1892, 1893, 1894) beschrieb sie zuerst eingehender[1]), selbstverständlich damals noch ohne das Charakteristische gerade dieser Teilungen zu erkennen. Im Gegensatz zu den somatischen fiel diesem Autor bereits auf, daß der Nucleolus in den Prophasen allmählich an

[1]) Die ersten Angaben, wonach sich „Andeutungen einer Mitose" in den Basidien finden, stammen von K. ROSENVINGE (1886).

Größe abnehmen konnte. Auch war (bei *Mycena galericulata* 1894) die einseitige Lagerung des Kernkörperchens während der Synapsis gut zu beobachten. Die mannigfach verschlungenen Fäden, die er (1893) für *Stropharia* und *Amanita* beschrieb, sind sicherlich bei dem gleichen Stadium gesehen. Die Kernspindel zeigte sich nach der frühzeitigen Lösung der Kernmembran, sie bestand aus S. 501 „a few very fine and delicate threads. These diverge only slightly from one another, so that the spindle appears very narrow". Centriole an den Polenden schienen ihm auch bereits vorhanden zu sein. Über die Chromosomenlängsspaltung vermochte er indes noch keine Angaben zu machen. Die homöotype Teilung verlief ähnlich der heterotypen, nur blieb die Kernmembran länger erhalten. Auch ROSEN (1893) sah bei einer Anzahl von Basidiomyceten während der ersten Teilung die „wandständigen Nucleolen" und die Spirembildung vor dem Zerfall in die Chromosomen. JUEL gibt uns (1897b) für *Tulasnella thelephorea* (= „*Muciporus corticola*", vgl. JUEL 1914) und (1898) für *Auricularia*, *Dacryomyces* und *Exidia* Beschreibungen der Spindeln, die ihm, namentlich bei letzterer Gattung, homogen und nicht „faserig" erschienen. Die Dyadenkerne konnten *(Tulasnella)* entweder ein Ruhestadium durchmachen oder sich auch gleich weiter teilen. Ferner weist er darauf hin (vgl. S. 347), daß die Lage der beiden Teilungsfiguren von systematischer Bedeutung sein könne. RUHLAND (1901) findet in den Prophasen wieder die einseitige Lagerung der Nucleolen (in der Synapsis), möchte aber ein kontinuierliches Spirem für seine Objekte leugnen. Diese Angabe kann uns an die Differenzen bei den Florideen erinnern (vgl. oben S. 380). Die Spindel selbst präsentiert sich ihm wie JUEL „als eine homogene, sehr schmale langgestreckte Spindelmasse, die nur gelegentlich einen kurzen Streifen aufwies".

In einer umfangreichen Studie über die Basidiomycetencytologie folgerte dann MAIRE (1902) aus der Kernfusion in der Basidie, daß in den Prophasen der heterotypen Teilung eine Chromosomenreduktion folgen müsse. Die Einzelheiten konnte er indes noch nicht einwandfrei feststellen. Auch heute sind wir uns nicht ganz klar darüber, was seine „Protochromosomen" bedeuten, die er in variabler Zahl sah (vgl. darüber Kap. 9a). Die Centriole, die er ganz allgemein an den Spindelpolen bemerkte, erschienen ihm stellenweise mit den Nucleolen durch einen feinen Faden verbunden, woraus er auf die Möglichkeit eines intranucleären Ursprungs schließen möchte. Die Existenz einer typischen Synapsis wurde von ihm wohl zuerst bewußt als wichtiges Merkmal der Teilung festgestellt. In einem etwas später (1905c) erschienenen Aufsatz kommt er genauer auf die Details zu sprechen, beschreibt eine deutliche prophasische Längsspaltung (wahrscheinlich, wie wir jetzt hinzufügen werden, nach einer vorhergehenden Paarung ganzer Chromosomen) und den Zerfall des kontinuierlichen Fadens in die definitiven Chromosomen. Während der Äquatorialplatte wird bereits die zweite Längsspaltung nicht nur sichtbar, sondern effektiv, so daß ein vierfacher Satz von Chromosomen auftritt. In der ersten Teilung werden diese auf die Dyadenkerne so verteilt, daß jeder noch einen „doppelten Satz" behält, während die zweite Teilung ihre Distribution zum einfachen durchführt. Dann würden die „Protochromosomen" evtl. als die Einheiten von „Vierergruppen" aufgefaßt werden können.

Auf die Publikationen von HARPER (1902) über *Tomentella* (= *Hypochnus*), PETRI (1902) sowie von VAN BAMBEKE (1903) über *Hydnangium* wie auch von CH. E. LEWIS (1906 b) über *Amanita* sei in diesem Zusammenhange nur verwiesen. Dagegen verdient die Arbeit von R. E. FRIES (1911 a) eine eingehendere Besprechung. Auch seien seine schönen Figuren hervorgehoben (Fig. 248). Wir sehen da nicht nur eine typische Synapsis (a), sondern auch in einer bestimmten Phase ein kontinuierliches Spirem, das indes schließlich zerfällt (c), um nach Verkürzung der einzelnen Fadenstücke die beiden Chromosomen der Diakinese (d)

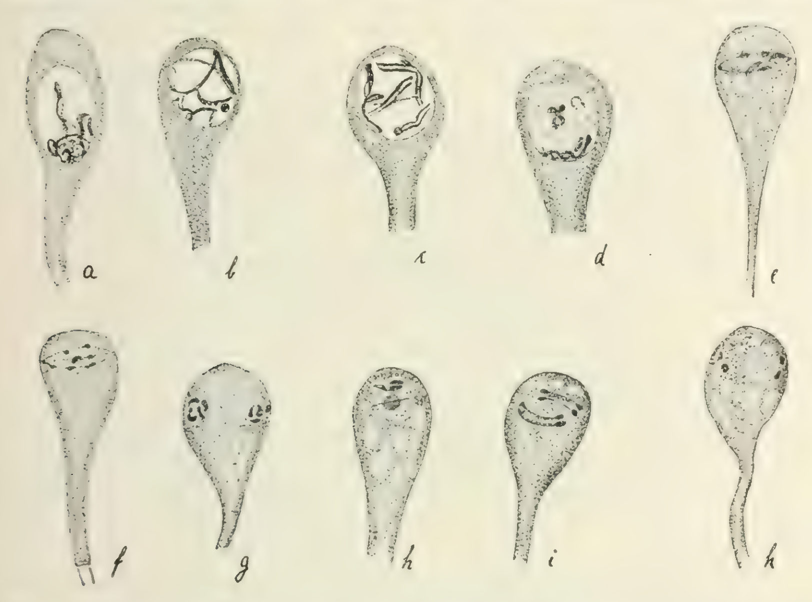


Fig. 248. *Nidularia pisiformis.* Reifungsteilungen. a Synapsis. b Auflockerung des Knäuels. c deutliche Doppelfäden treten auf. d Diakinese. e—f erste Kernspindel in Anaphase. g Dyadenkerne. h Metaphasen der zweiten Spindeln. i desgl. Anaphasen. k Kurz vor der Rekonstruktion der Tetradenkerne. Vergr. 1800. (Nach R. E. FRIES.)

zu geben. In der Meta- und Anaphase der ersten Teilung sieht man bereits die vier univalenten Partner eines Paares (e—f), wie sie MAIRE beschrieb. Und auch ihre Verteilung auf die Dyaden (g)- und Tetraden (k)-Kerne erfolgt ganz wie der französische Mykologe es angab. Die Formen der Spindeln können erheblich variieren, sind auch, vor allem bei den zweiten Teilungen, wegen der Kleinheit nicht immer leicht erkennbar (h—i). Der Modus der Chromosomenlängsspaltung selbst ließ sich nicht verfolgen. Ebenfalls treten WAGER (1911) und LEVINE (1913) für den hetero-homöotypen Charakter der Kernteilungen ein, ersterer allerdings mit der Einschränkung, daß in der ersten Teilung von den diploiden Chromosomen die eine Hälfte an einen, die andere an den anderen Pol wandert, eine Verschmelzung zuvor also unterbleibt. Das wäre dann eine Art von „Brachymeiosis“, die wir jedoch jetzt wie oben ablehnen (vgl. S. 385). LEVINE beschreibt für *Boletus* nicht nur ein zusammenhängendes Spirem, sondern auch eine ungewöhnlich frühe Auflösung der Nucleolen. Doch ist letzteres wohl nur von speziellem Interesse.

Wie schwer die Entscheidung darüber ist, ob wir in einem gegebenen Falle nicht doch eine somatische, anstatt einer heterotypen Mitose vor uns haben, mag gleich die Arbeit von KNIEP (1911) über *Armillaria mellea*[1]) zeigen. Dieser Forscher konnte in seinem besonderen Beispiel die Möglichkeit von haploiden Kernen nicht völlig ausschließen, die in der jungen Basidie in Teilung traten, um die Basidiosporen zu ergeben. Die „parallelverlaufenden Fäden" des Spirems in den Prophasen der ersten Teilung würden dann auch ohne vorhergegangene echte Synapsis sich haben bilden können. Um so sonderbarer wären aber die Kernbilder, die infolge einer Kontraktion der Fäden sonst ganz unbedenklich als Synapsis bezeichnet wären. Ebenso läßt die lange Dauer der Prophasen einen Unterschied von wirklichen heterotypen Teilungen vermissen. Vorläufig bleibt die Sachlage rätselhaft, da KNIEP mit unmißverständlicher Klarheit eine Kernfusion in der jungen Basidie als Grundlage der Reduktionsteilung leugnet. Eine Kernverschmelzung in einem früheren Stadium der Mycelentwicklung wäre natürlich denkbar, wenngleich erst gezeigt werden müßte, wo sie dann erfolgt wäre. Von weiterem Interesse in KNIEPS Arbeit sind ferner die Daten über die „Strahlenbildungen" um die Kerne während ihrer Teilung (S. 539). Sie werden auf Strömungen zurückgeführt, „die zu der Kontraktion des Chromatins in irgend einer Beziehung stehen und durch die Fixierung in dieser Weise als Strahlen erscheinen". Hier würden wir einen Anschluß an unsere obigen Ausführungen (S. 342ff.) über Faserbildungen während der Kernteilungen sehen. Die Spindel scheint anfangs multipolar und nicht auf Centriole gerichtet zu sein und wird erst später bipolar. Ganz das gleiche sieht KNIEP (1913, S. 601) auch für *Tomentella (= Hypochnus) terrestris*. Aber später schienen Centriole vorhanden zu sein, wenn auch eine definitive Entscheidung wegen ihrer Kleinheit nicht möglich war.

Sonst sind aus neuerer Zeit noch die Studien MALINOWSKIS (1913) an *Cyathus olla* und die F. MOREAUS (1913c) zu erwähnen. Der letztgenannte Autor gibt an, daß bei *Psathyrella disseminata* an den Lamellen kleine Bulbillen auftreten können, die als Sklerotien funktionieren, und im Innern aus zweikernigen Zellen bestehen. Nach Fusion der Nuclei erfolgt trotzdem eine Reduktionsteilung. Es handelt sich somit nur um sonderbare Modifikationen der Basidien. —

Bevor wir uns zu den höheren Pflanzen wenden, hätten wir allein noch die abweichenden, oben in einem Sonderabschnitt (Kap. 5d) behandelten Peridineen- und Diatomeen-Mitosen zu betrachten. Von ersteren wissen wir z. Zt. nichts betreffs einer Reduktionsteilung. Ja die Tatsache, ob überhaupt eine Sexualität hier vorhanden ist, ist noch nicht über jeden Zweifel erhoben. Bezüglich der Diatomeen liegen außer einer kürzeren Mitteilung von KLEBAHN (1896, S. 633) über *Rhopalodia gibba* allein einige Ausführungen von KARSTEN vor. Für die allotypen Teilungen von *Navicula peregrina* und *scopulorum* erfahren wir (1896) nur einiges wenige, z. B., daß in der ersten Mitose die Kerne ihre Nucleolen sich auflösen ließen und Körperchen, die neben dem Kern lagen

[1]) Daß *Armillaria mellea*, wie auch einige andere Hymenomyceten parasitisch sind, ist ja allgemein bekannt. Ich habe oben bei der Bezeichnung „nicht-parasitische Basidiomyceten" nur einen Gegensatz zu den obligat-parasitischen Uredineen hervorheben wollen.

und vielleicht Centrosomen darstellten, später sich nicht mehr sehen ließen, endlich, daß in den Prophasen besonders lange dünne chromatische Fäden aufträten. Von der zweiten Teilung hören wir überhaupt keine Einzelheiten. Auch über *Dickieia crucigera* (KARSTEN 1897b) sowie über *Brebissonia* (KARSTEN 1899, S. 172) bekommen wir noch ziemlich wenig Nachricht, nur war sich der Autor wieder darüber klar, daß die Zahlenreduktion in der Prophase der ersten Teilung durchgeführt wird. Ausführlicher berichtet der Autor (KARSTEN 1900, S. 259) sodann über die allotypen Mitosen von *Surirella saxonica*, also der nämlichen Gattung, deren somatische Mitosen LAUTERBORN so ausführlich studierte (vgl. S. 300). Das wichtigste Charakteristikum, wonach die Teilungen mit Hilfe einer „Centralspindel" vor sich gehen, die „membranartig fest umgrenzt" und im Innern „streifig" ist, bestätigte er. Nur möchte er im Gegensatz zu LAUTERBORN diese als Hohlzylinder auffassen. Davon hörten wir oben schon kurz, ebenso von der Annahme einer etwas anderen Bildungsweise der Centrosomen (vgl. oben S. 301). Die Einzelheiten der ersten Teilung, die KARSTEN damals freilich nicht in ihrer Eigenart erkennen konnte, laufen sonst im wesentlichen auf eine Bestätigung von LAUTERBORNS Angaben heraus. Über ein Vorkommen von Synapsis, Diakinese usw. hören wir noch nichts. Erst 12 Jahre später (KARSTEN 1912) zeigte er, daß diese Charaktere in der Tat vorhanden sind. Und besonders bemerkenswert muß es erscheinen, daß die Lage der chromatischen Fäden in der Synapsis entscheidend von der Lage des Centrosoms beeinflußt ist. Denn (S. 420) „alle Kernfadenelemente finden sich im unteren, vom Centrosom abgekehrten Ende in dickem Klumpen zusammengeballt vor". Von solch einer näheren Beziehung zwischen Chromosomen und Centrosom wissen wir sonst nichts, sind doch im Gegenteil gerade bei manchen höheren Algen und Pilzen die chromatischen Schlingen der Prophasen alle nach dem Centrosom hin gruppiert, und haben wir doch an der Stelle, wo das Centrosom am Kern lag, ein „Polfeld" konstatieren können. Jetzt vermochte KARSTEN auch die Durchführung der Zahlenreduktion durch paarweise Zusammenlagerung der diploiden Chromosomen zu beweisen, nur war es bei ihrer großen Menge unmöglich, Einzelheiten zu bringen. Erwähnt sei allein, daß jedenfalls zeitweise sich die Chromosomenpaare senkrecht zur Oberfläche der Spindel einstellten. Die Details für die homöotype Teilung blieben leider vorläufig noch mehr verschleiert.

c) Die hetero-homöotypen Mitosen bei den höheren Pflanzen

Inhalt: Para- oder Metasyndese. Wechsel in der Auffassung der morphologischen Bilder. Frage nach der „Pseudoreduktion". GRÉGOIREs Schema. Das Leptonema und die dabei zu beobachtende Chromosomenfusion. Die „Gamosomen". Die gegenseitige Umschlingung der Chromosomen. JANSSENS' „Chiasmatypie". Die Synapsis. Das Pachynema. Irrtümer der „Metasyndetiker". Die Bedeutung der „second contraction". Die Perlstruktur der Chromosomen. Die Diakinese. Die „Vierergruppen". Verhalten der Kernmembran und der Nucleolen. Die Spindelbildung. Der Chromosomen-„transport". Die „echte" Chromosomenlängsspaltung. Die Ana- und Telophase. Die Interkinese und die Frage des Erhaltenbleibens der Chromosomen-Individualität. Die homöotype Teilung. Die Frage nach einer Simultanteilung in vier Kerne.

Wie bei den typischen Mitosen, so ist auch bei den allotypen die Zahl der Arbeiten, die davon die höheren Pflanzen behandeln, eine ungewöhnlich große. Wir können darum zwar wieder mehr in die Details

gehen, aber wir werden uns davor zu hüten haben, alle Einzelangaben registrieren zu wollen. Zudem ist es sehr eigenartig zu sehen, wie gerade hier bis in die neueste Zeit die einzelnen Schulen fast mit Leidenschaft sich gegenseitig bekämpfen, so daß der genauere Modus der Reduktion, der erst in der Arbeit beschrieben werden soll, dem Leser schon festzustehen scheint, wenn er nur in der Einleitung gelesen hat, woher der Autor stammt. Das spricht vielleicht nicht einmal so für bewußte Parteilichkeit in diesem Fall, als für unbewußte Suggestion und für die tatsächlich großen Schwierigkeiten, zu einer Entscheidung zu gelangen. Augenblicklich stehen hier die beiden großen Heerlager der „Para"- und der „Metasyndetiker" einander gegenüber (vgl. S. 376ff.). Wir haben für beide Modi Beispiele bei den Thallophyten kennen gelernt. *Spirogyra* war uns z. B. ein Typus der „Parasyndese", d. h. des seitlichen Aneinanderlagerns der Chromosomen, *Fucus* ein solcher der „Metasyndese", d. h. der „end to end"-Bindung mit nachheriger Umbiegung in der Mitte. Im allgemeinen konnten wohl, wenigstens nach der vorhandenen Literatur zu urteilen, die beiden Modi gut nebeneinander bestehen. Ganz anders erscheint das nun bei den höheren Pflanzen. Da finden wir für ein und dieselbe von dem einen Autor bis in alle Einzelheiten die Parasyndese, von den anderen ebenso „überzeugend" die Metasyndese beschrieben. Und da kaum zu folgern ist, daß etwa alle Anhänger der Farmerschen Schule nur Individuen mit Metasyndese, die der Strasburgerschen oder Grégoireschen solche mit Parasyndese vor sich gehabt haben werden, darf man wohl daraus schließen, daß nur eine der beiden Ansichten richtig ist. Da ich der letzteren „Partei" angehöre, erscheint meine Stellungnahme also „hinreichend determiniert". Ich bin mir damit voll bewußt, von vornherein einer gewissen Parteilichkeit geziehen zu werden. Und darum werden wir eingehend zu zeigen haben, wo nach unserer Meinung der Fehler in der Deutung bei der Gegenpartei liegt.

Schon in unserer historischen Einleitung (S. 357) hörten wir, daß die Existenz einer Reduktionsteilung noch gar nicht seit so besonders langer Zeit sicher gestellt ist. Denn zu Anfang des Jahrhunderts waren gerade führende Karyologen wie Strasburger der Ansicht, die Herabsetzung der Chromosomenzahl sei bereits zu Beginn der Prophase vollzogen und durch die Bewegungen der Chromosomen selbst nicht mehr zu eruieren[1]). Ja selbst 1907 resp. 1908 vertraten Fick, Meves und Goldschmidt diese „interprétation la plus simple ou, si l'on veut, la plus simpliste" (Grégoire 1910, S. 265). Und es konnte die Lehre aufkommen, daß die heterotype Teilung sich von der typischen durch eine „doppelte Längsspaltung" unterschiede (Flemming 1887, Th. Boveri 1888, Guignard 1899c, Grégoire 1899a b, Strasburger 1900a, Körnicke 1903, Mottier 1903; vgl. das Résumé bei Grégoire 1905, S. 239 und 1910, S. 267). Diese Ansicht ist mit den tatsächlichen Beobachtungen sehr wohl in Einklang zu bringen. Bereits im Jahre 1895 war übrigens Strasburger von diesem Modus überzeugt gewesen, und Sargant (1895, 1896b), Dixon (1895c) sowie Farmer und Moore (1896) hatten das gleiche vertreten. Letztere beiden hatten sich dabei mit Nachdruck

[1]) Vgl. z. B. den apodiktischen Satz Guignards (1891b): „Rien ne permet de dire que, pendant la formation du noyau de la cellule mère, les vingt-quatre segments (scil. bei *Lilium*) „se sont soudés deux à deux, soit bout à bout, soit parallèlement, pour en donner seulement douze".

für die völlige Gleichheit der meiotischen Teilungen in Tier- und Pflanzenreich eingesetzt. So fest war man damals von der Unmöglichkeit einer Reduktionsteilung in botanischen Kreisen überzeugt, daß, als jemand von den Studierenden in STRASBURGERS Laboratorium nur diesbezügliche Zweifel äußerte, „his friend replied with a look of amusement thus“: „do you think FLEMMING has made a mistake in the Salamander“? (MOTTIER 1907, S. 335). Damit war dann die Sache abgetan.

Ich kann das Vorhandensein dieser vollen „Gläubigkeit“ nur durchaus bestätigen, kam ich doch kurze Zeit später selbst nach Bonn. Ja, ich darf wohl sagen, ich hatte als jugendlich begeisterter „Empiriker“ dadurch etwas wie eine Aversion gegen WEISMANNS „nur“ theoretische Postulate eingesogen. Etwas stutzig machte mich freilich damals bereits die Tatsache, daß eben diese verpönte Theorie unseren großen Meister doch in seinen Bann gezogen hatte, als er zusammen mit MOTTIER (1897) vorübergehend an eine Längs- und eine Querteilung der Chromosomen geglaubt hatte. C. ISHIKAWA (1897, 1902) für *Allium* und *Larix*, J. H. SCHAFFNER (1897b) für *Lilium*, BELAJEFF (1898a) für *Iris*, ATKINSON (1899) für *Trillium*, ANDREWS (1901) für *Magnolia* und *Liriodendron* meinten dasselbe zu beobachten (siehe dazu die Kritik bei GRÉGOIRE 1905, S. 239—241)[1]). Demgegenüber wollte ATKINSON (1899) für *Arisaema*, DUGGAR (1900) für die gleiche Gattung und für *Symplocarpus*, GREGORY (1904) für einige Farne die erste Teilung mit Querteilung, die zweite mit Längsteilung der Chromosomen verknüpft wissen. CALKINS (1897), der ebenfalls die Reifungsteilungen bei Farnen studiert hatte, war sich zwar auch über die Notwendigkeit einer Reduktionsteilung klar, er wollte aber nicht entscheiden, ob diese mit der ersten oder der zweiten Mitose zusammenfiele.

Das, wie wir jetzt wissen, Irrige bei all diesen Autoren war das, daß sie sich eine Reduktion nur mit einer Querteilung verknüpft dachten, mithin die vorhergegangene Chromosomenverkopplung unter dem Bilde der Metasyndese sahen. Und weiter dürfen wir rückschauend sagen, das WEISMANNsche Postulat hat sich als richtig erwiesen, aber auch seine morphologischen Gegner haben die richtigen Bilder gezeichnet, während seine Anhänger irriges beschrieben haben. Das, was FLEMMING, STRASBURGER usw. als „doppelte Längsspaltung“ ansahen, war eben auf zweierlei prinzipiell verschiedene Weise zu erklären. Die „erste“ Spaltung trennte nur wieder die ganzen kurz zuvor parasyndetisch vereinigten Chromosomen, kann also unter Umständen als „Scheinspaltung“ bezeichnet werden. Und nur die „zweite“ Spaltung entspricht einer Halbierung je eines somatischen Chromosoms. Diese Deutung, die mit einem Schlage den Gegensatz zwischen WEISMANN und den Morphologen beseitigen sollte, sprach zuerst v. WINIWARTER (1900) aus (vgl. weitere zool. Literatur bei STRASBURGER 1906, S. 62 und GRÉGOIRE 1905, 1910). Von Botanikern stimmten vor allem CH. E. ALLEN (1903, 1904, 1905a c), BERGHS (1904a b, 1905a b), GRÉGOIRE (1904, 1905, 1907a, 1910) zu, bald auch STRASBURGER (1905c) und seine Schüler MIYAKE (1905a), J. B. OVERTON (1905), ROSENBERG (1904c, 1905), TISCHLER (1906a) usw.

[1]) Das würde eine „Postreduktion“ im Sinne HAECKERS (1904a, 1907) bedeuten. Doch glauben wir, ehrlich gesagt, nicht einmal an eine solche im Tierreich, geschweige denn an eine im Pflanzenreich.

(s. Literatur bei GRÉGOIRE, 1910, S. 254 und SHARP 1921, S. 236). Sie ist jetzt bei weitem die herrschende geworden. Und doch ist selbst von dieser Lehre der Weg zu der ursprünglich angenommenen „doppelten Längsspaltung“ kein so großer, als es zunächst den Anschein hat. Denn von einer Scheinspaltung dürften wir eigentlich doch nur sprechen, wenn in der Zwischenzeit der Vereinigung sich gar nichts an den beiden Chromosomen geändert hätte. Wenn dagegen vorübergehend die Chromosomen wirklich zu einem einheitlichen Individuum verschmelzen würden, oder, um mit VEJDOVSKYs Worten (1912) zu reden, wenn es sich um tatsächliche „copulation“ und nicht nur um eine „conjugaison“ handelte, dann brauchte die „erste“ Teilung das Doppelchromosom ja gar nicht in den alten Grenzen zu teilen. Das sind Bedenken, die von vielen der oben angeführten Parasyndetiker gemacht wurden, und die ich mir auch (1906a) schon zu eigen machte. Aber unter der suggestiven Wirkung GRÉGOIRES (1905, 1910) wurden sie kaum gehört. Als später VEJDOVSKY (1907, 1912), KR. BONNEVIE (1908b, 1911) sowie WINIWARTER und SAINMONT (1909) die Lehre von den während der Kopulation entstehenden „Mixochromosomen“ in den Mittelpunkt ihrer Betrachtungen rückten, da entzog die Verbrämung mit allerlei Unwahrscheinlichkeiten bei der Chromosomenbildung selbst dieser Opposition gegen GRÉGOIRE fast allen Kredit. Es war „taktisch“ unrichtig, allzu sehr gegen das Wort „Reduktion“ zu polemisieren. Die Autoren taten es in der Erwägung, daß eigentlich die Fusion schon vor der ersten Teilung und nicht durch sie vollzogen sei. Auch heute ist die Frage noch nicht endgültig geklärt. Man hatte eben immer wieder das instinktive Gefühl, daß ohne irgendwelche Beeinflussung die so charakteristische Synapsis gar keinen rechten Sinn habe, und man sagte sich, daß mit absonderlichen Bildern auch ein absonderliches Geschehen verknüpft sein müsse. Wir fragten uns mit STRASBURGER (1908b, S. 565, 1913, S. 71): „Wozu das ganze Spiel?“, wenn die beiden Chromosomen eine Zeitlang in naher Berührung ganz unverändert blieben, um sich hier auf „Nimmerwiedersehen“ zu trennen. Ich nenne von neueren Forschern nur STOMPS (1910), TISCHLER (1910), NAKAO (1911), HARPER (1912, 1920), E. B. WILSON (1912a, 1913), DONCASTER (1914), H. SCHNEIDER (1914b), CASTLE (1919a) usw. (Vergl. auch die Behandlung bei SHARP 1921, S. 257 und 394).

Jetzt[1]) suchen wir freilich eine Beeinflussung der Chromosomen zumeist in einer anderen Richtung. JANSSENS (1909) begründete nämlich die Lehre, daß während der Umschlingungen, die die Chromosomen in der Zeit ihres Aneinandergepreßtseins zeigen, ganze Stücke gegenseitig ausgetauscht werden können. Ein Ende des einen Chromosoms wird einfach „amputiert“ und dem ebenfalls amputierten Stumpf des anderen aufgesetzt. Wir werden weiter unten (Kap. 9d) hören, wie wichtig diese Vorstellungen für die moderne Erblichkeitsforschung geworden sind. Gleichzeitig werfen sie ein Licht auf die Frage, warum sich zwei allotype Teilungen und nicht nur eine herausgebildet haben. Denn gesetzt, JANSSENS' Lehre wäre korrekt, so brauchte eine Ersetzung eines Chromo-

[1]) Veranlaßt durch die Erfahrungen der modernen Erblichkeitsforschung, die eine „Kontamination der Chromosomen“ in unserer früher angenommenen Weise auszuschließen scheinen.

somenendes durch das homologe nicht gleich bei beiden Spalthälften (wie sie durch die „zweite“ Längsspaltung zustande gekommen sind) vorzukommen, sondern könnte sich nur bei einer abspielen. Dann würden die Chromosomen am Ende der ersten Teilung noch nicht ganz einheitlich, wenn auch in neuer Kombination, sein, sondern erst mit der zweiten meiotischen Teilung wäre Homogenität erreicht. Denn jetzt erst würden die beiden Spalthälften jedes somatischen Chromosoms getrennt! Diese Probleme sollen uns, wie gesagt, noch später (Kap. 9d) beschäftigen, und wir werden dann auch erst die Schemata durchzunehmen haben, wenn wir von der physiologischen Ungleichheit der einzelnen Chromosomenabschnitte, der „Chromomeren“, etwas Näheres gehört haben. Mir scheint also dieser Ausbau der „Chiasmatypielehre“ durchaus diskutierbar, nicht hingegen der, wie ihn JANSSENS selbst neuerdings (1919b) vornimmt. Er möchte nämlich bei den Umschlingungen die aufeinanderfolgenden Chromomeren sich gegenseitig in einen Winkel von 90° stellen und dann ganz mechanisch die Spaltungen so eintreten lassen, daß in einer Chromomere die erste Teilung die Reduktions- und die zweite die Äquationsteilung wäre, in der darauffolgenden dagegen das Umgekehrte stattfinden solle. So kommt er zu einem System von gemischter „Prä- und Postreduktion“, für das wir m. E. in den mikroskopischen Bildern doch gar keine Unterlagen haben (vgl. auch E. B. WILSON und MORGAN 1920). Überhaupt liegt hier der Haupteinwand, der gegen die Chiasmatypie gemacht werden kann. Sie ist, zum mindesten für das Pflanzenreich, noch an keinem einzigen Beispiel exakt bewiesen. Es handelt sich also um geistreiche Forderungen, vergleichbar denen von WEISMANN, die bei einer Verifizierung vieles erklären würden. Aber die Morphologie hinkt der Theorie hier wieder einmal nach. So wollen wir die Folgerungen denn auch lieber erst später erörtern, und jetzt uns darauf beschränken, mit allem Nachdruck hervorzuheben, daß hier z. Z. das wichtigste morphologisch-karyologische Problem liegt. Lösbar erscheint es mir am ersten, wenn man sich an Pflanzen mit wenigen und großen Chromosomen hält.

GRÉGOIRE (1910) will in seiner großen Zusammenfassung von all dem Neuen noch nichts wissen. Er erscheint hier ganz als der orthodoxe Morphologe, der alle „Zweckmäßigkeitserwägungen“ nur als Verführungsmittel ansieht, die die Phantasie beeinflussen und die Kritik in Fesseln schlagen. Er abstrahiert ganz bewußt von allem Nicht-morphologischen. Aber er muß es jetzt erleben, wie die Erfahrungen der exakten Erblichkeitsforschung über ihn hinwegschreiten!

Darum wollen wir doch die wundervolle monographische Bearbeitung des Louvainer Forschers an erster Stelle nennen (vgl. auch das neuere sehr objektiv gehaltene kritische Résumé von v. BAEHR 1920), wenn wir jetzt zu den Details der heterotypen Teilung kommen. Denn GRÉGOIRE war der große Ordner, der vor allem mit vielem Wust der älteren Cytologie aufräumte und die betreffende Arbeit oft in erster Linie deshalb ausscheiden mußte, weil gerade die Beobachtungen in den „kritischen Stadien“ zu ungenau waren. Und er war es auch, der uns einen bewundernswerten Überblick über die Einheitlichkeit der Reduktionsvorgänge im ganzen organischen Reich gab. Wir drückten für die einzelnen Gruppen der Thallophyten unsern Zweifel aus, ob in der Tat eine solche Uniformität besteht. Und so könnten wir jetzt fragen, ob nur

glänzende Advokatenkunst am Werke war, alles entsprechend und „einleuchtend" umzudeuten. Aber wir dürfen für die höheren Pflanzen (für die Tiere maßen wir uns kein Urteil an) wohl sicher sagen, daß die Gegner GRÉGOIRES durch diesen wirklich aus dem Sattel gehoben wurden. Und ein früher Dissentierender: GOLDSCHMIDT (1920c) sagt

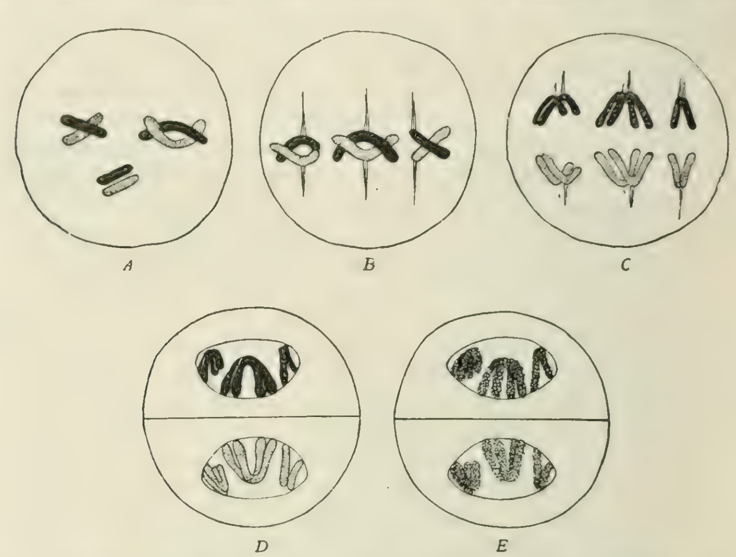


Fig. 249. Schema der heterotypen Teilung. A Diakinese. B Lagerung der Chromosomen in der Metaphase. C desgl. in der Anaphase, dabei ist die für den zweiten Teilungsschritt bestimmte Längsspaltung deutlich geworden. D Chromosomen in den Dyadenkernen. E Vacuolisierungsbeginn. (Nach GRÉGOIRE aus GOLDSCHMIDT.)

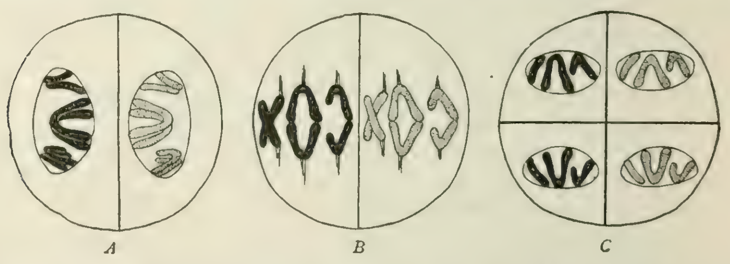


Fig. 250. Schema der homöotypen Teilung. A die Längsspaltung ist in der Prophase wieder sichtbar geworden. B Trennung der Spalthälften. C Tetradenkerne. (Nach GRÉGOIRE aus GOLDSCHMIDT.)

in einer seiner letzten Arbeiten: „Der Verfasser hat unter dem Druck der Tatsachen schon seit Jahren seinen Widerspruch (1908) gegen die Parallelkonjugation aufgegeben und bittet, ihn nicht mehr als Gegner dieser Annahme zu zitieren." Doch viele Metasyndetiker, vorzugsweise der englischen und amerikanischen Schulen, geben sich nocht nich geschlagen.

Es kann und soll nicht unsere Aufgabe sein, alle die Irrtümer und unvollständigen Beschreibungen zu wiederholen, die GRÉGOIRE aus dem Pflanzen- und Tierreich zusammentrug. Wir bitten, dort nachzulesen.

Zwar ist die Literatur nur bis 1910 geführt. Aber seitdem ist nicht viel Nennenswertes dazu gekommen. So wollen wir uns denn auf die Hauptpunkte beschränken.

Im großen und ganzen kennen wir ja schon den Verlauf (vgl. auch die Schemata Fig. 249 und 250). Wir haben eine anfängliche Differenzierung in Einzelchromosomen und ihr Aneinanderlagern. Darauf sehen wir nach einiger Zeit die vielgenannte Synapsis. Diese entwirrt sich darauf zu einem möglicherweise kontinuierlichen Spirem. Nachdem es in Stücke zerfallen ist, sehen wir in der Diakinese (Fig. 249 A) ein weiteres charakteristisches Stadium. Die beiden Paarlinge oder „Gemini" weichen darauf an einer Spindel (B) auseinander, wobei wir beobachten können, daß die Spindelbildung etwas anders zu verlaufen pflegt als bei den typischen Mitosen. Ferner macht sich während des Verlaufs der Anaphasen die Längsspaltung für die zweite Teilung (C) stark bemerkbar. Die Rekonstruktion der Dyadenkerne (D E) wird fast nie bis zu einer völligen „Kernruhe" geführt, die Chromosomen-Vakuolisierung bleibt also begrenzt. Eine kurze „Interkinese" (GRÉGOIRE 1905) trennt vielmehr die hetero- von der homöotypen Teilung. In ihr (Fig. 250 A—C) erfolgt dann die Aufteilung der Spalthälften eines jeden „univalenten" Chromosoms auf die Tetradenkerne. So haben wir auch gleich eine kurze Disposition der Fragen gegeben, die uns im nachfolgenden beschäftigen sollen.

Zum ersten also, wie sieht es in den Prophasen der ersten Teilung mit der Differenzierung der Einzelchromosomen aus? (GRÉGOIRE 1910, S. 14ff.). Sie sind zumeist von der letzten typischen Teilung her völlig alveolisiert. Und GRÉGOIRE glaubt, daß sich stets als erstes sehr feine langausgezogene Fäden aus den Kernkolloiden herausentwickeln, die von WINIWARTER (1900) „leptotene" genannt wurden. Sie können zuweilen Schleifenform annehmen und nach einem Pole orientiert sein. Das Stadium, in dem sich ein derartiges Fadenwerk befindet, nennt GRÉGOIRE

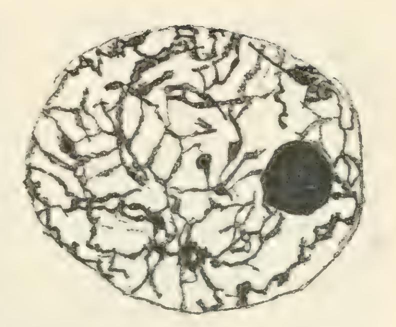


Fig. 251. *Allium fistulosum.* Leptonema. (Nach GRÉGOIRE.)

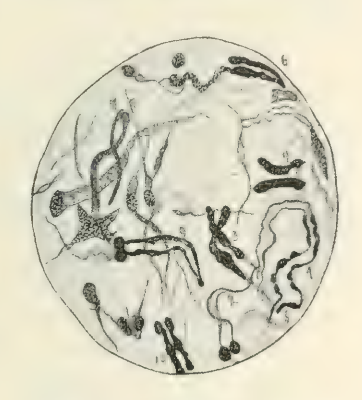


Fig. 252. *Trollius europaeus.* Leptonema, trotzdem ist die Chromosomenreduktion schon vollzogen. Man achte auf die parallel zusammengelagerten Paare. (Nach LUNDEGÅRDH.)

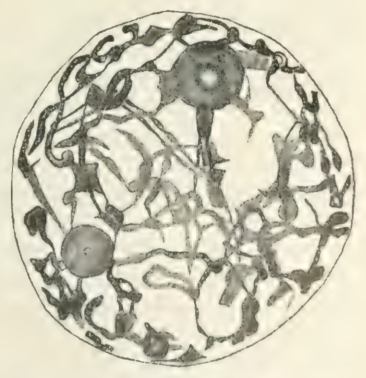


Fig. 253. *Adoxa moschatellina.* Leptonema, beginnende, aber noch lange nicht durchgeführte Annäherung der Fadenzüge. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

Leptonema (Fig. 251—253). Von prinzipiell entscheidender Bedeutung muß es nun sein, genau festzustellen, wie groß die Zahl dieser Fäden ist, ob sie noch in diploider, ob schon in haploider Zahl vorkommen. Noch FICK (1907, S. 41) glaubte, die Bilder seien hier so außerordentlich schwierig zu deuten und die Strukturen so irreführend, daß „eine wirklich sichere Lösung der Frage heutzutage noch gar nicht möglich ist". Für einen Fall wurde das bald darauf mit Sicherheit durchgeführt. LUNDEGÅRDH (1914b) hat nämlich für *Trollius* (Fig. 252) gezeigt, daß hier bereits Doppelbildungen vorliegen, also daß die Chromosomen-„reduktion" schon hier erreicht ist. Andere Autoren lassen nur erschließen, daß etwas Ähnliches der Fall sein wird, da sie in früher Synapsis nur noch die haploide Zahl von Einheiten wahrzunehmen vermochten (MAC ALLISTER 1913b für *Smilacina*, ARMAND 1913 für *Lobelia*, BOUCHERIE 1913 für *Barbula*). Aber wir dürfen nicht etwa den Schluß ziehen, daß das gleiche nun auch für alle höheren Pflanzen zutrifft.

Uns scheint vielmehr die Vereinigung das eine Mal etwas früher, das andere Mal etwas später im Leptonema oder in der Synapsis einzutreten. Und, wenn wir auch ein zoologisches Beispiel anführen wollen, so sei daran erinnert, daß E. B. WILSON (1912a, S. 401) für Insekten die Zahl der Leptonema-Fäden ausdrücklich als diploid bezeichnet. Wir sehen auch, wie die Parallelgebilde oft nur ganz allmählich auftreten (Fig. 253), so nach LAGERBERG (1909) bei *Adoxa*. Und gerade dieser Modus dürfte, wie ich aus eigenen Erfahrungen schließen möchte, der herrschende sein. Das Fadengewirr nimmt also ganz allmählich ab. Die Metasyndetiker deuten unsere Parallelfäden anders, sie sehen darin eine frühzeitige Längsspaltung, der entsprechend, die wir oben die „zweite" genannt haben.

Geht nun immer die erste Differenzierung der jungen Chromosomen in Fadenform vor sich? GRÉGOIRE möchte es annehmen. Aber wir werden stutzig werden, wenn uns z. B. Miß DIGBY (1914, S. 136) für *Crepis virens*, die mit nur drei Haploid-Chromosomen doch sicherlich klarere Verhältnisse als anderswo zeigen müßte, versichert, daß selbst in der gleichen Infloreszenz sich verschiedene Strukturen zeigen. „In the one series, the chromatic contents are aggregated into definite chromatic bodies; while in the other, the chromatin is more finely distributed as small beads throughout the nuclear reticulum. In the first type the chromatic contents enter synapsis as large chromatin beads derived from the split sides of the chromatic bodies, whilst in the second, the chromatic contents, in the form of fine granules, are withdrawn with the reticulum into synapsis." Die beiden Typen können scharf getrennt sein, aber auch Zwischenstufen sind zwischen ihnen vorhanden. ROSENBERG (1909a) und BEER (1912), die beide die gleiche *Crepis virens* untersucht hatten, waren ja denn auch zu verschiedenen Schlüssen betreffs der Chromosomenbildung gekommen. Ganz abgesehen von möglicherweise verschiedener Fixierung kann schon allein der Grad der Alveolisierung in der letzten Telophase eine Ursache dieser Differenzen sein.

Wir können m. E. daraus nur die Folgerung ziehen, daß die erste Form der Chromosomen„kondensation" etwas ganz Belangloses ist. Und darum scheint mir auch der Streit zwischen STRASBURGER (1904c, 1905c) und GRÉGOIRE (1907a, S. 371, 1910, S. 339, 349) ziemlich gegen-

standslos, ob in den Prophasen der heterotypen Teilung besondere „Prochromosomen" existieren müssen. Erstgenannter Forscher hatte nämlich hier wie auch sonst in den Prophasen „Chromocentren" (vgl. oben S. 65) gesehen, sie „Gamosomen" genannt und ihre Paarung zu „Zygosomen" beschrieben. Dann sollten sie sich erst zu „Gamomiten", d. h. den feinen Fäden des Leptonema, ausspinnen und „definitiv" zu „Zygomiten" kopulieren. Die neue Nomenklatur erscheint uns allerdings höchst überflüssig. Aber die Tatsache selbst ist nicht wunderbarer, als was wir soeben von Miß DIGBY hörten. Ich habe derartige Chromocentren selbst oft in den Prophasen bei einer gewissen Differenzierung der Eisenhämatoxylin-Präparate gesehen (besonders schön bei *Musa* TISCHLER 1910), und ich habe nicht den mindesten Zweifel, daß STRASBURGERS Figuren korrekt gezeichnet sind. Und in anderen Fällen, wie bei *Ribes* (TISCHLER 1906a), wo Chromocentren für gewöhnlich fehlten,

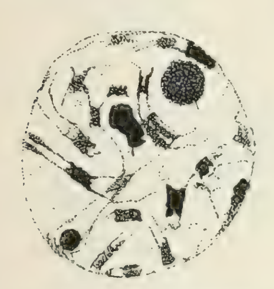


Fig. 254. *Thalictrum purpurascens*. Kern einer Pollen-Mutterzelle. Chromocentren in Paaren, Beginn der „Ausziehung zu Lininfäden". (Nach J. B. OVERTON.)

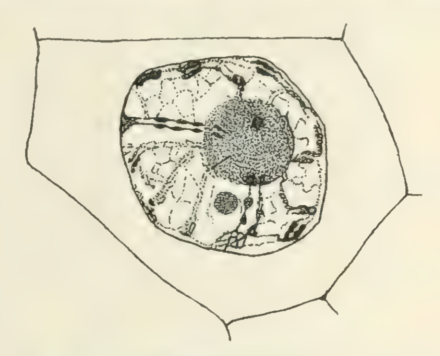


Fig. 255. *Calycanthus floridus*. Pollen-Mutterzelle. Das Chromatin ist nicht ganz in Chromocentren lokalisiert, sondern z. T. auf den „Fäden" ausgezogen. (Nach J. B. OVERTON.)

da waren auch die fädigen Bildungen entsprechend früher zu beobachten. Gelegentlich sah ich selbst hier die „Gamosomen", sogar in annähernd „typischer" Zahl. Wenn freilich demgegenüber GRÉGOIRE sagt, daß eben nur der bestimmte Tinktionsgrad diese Körperchen auftreten läßt, so rühren wir damit an die physikalisch-chemische Grundlage des „Chromatinbegriffs" überhaupt (vgl. Kap. 2), und die Diskussion wird ziemlich unfruchtbar. Der Einwand von GRÉGOIRE (1910, S. 349), daß die Zahl der Chromocentren hier durchaus nicht konstant zu sein braucht, würde jedenfalls alle Chromocentren überhaupt treffen. Wir hörten aber (siehe S. 66), daß sie nur im Extremfall fest bestimmt sind. Darum blieb doch die Tatsache bestehen, daß an bestimmten Stellen sich im Kerninnern dichtere Stellen bildeten, welche sich aus der kolloiden Masse herausdifferenzierten. Das Zusammentreten der „Gamosomen" zu „Zygosomen" ist sicherlich nur ein solches bis zur Berührung, die selbst bei guter Fixierung und Färbung eine neue „Einheit" vortäuschen könnte. Das spricht z. B. ein Schüler STRASBURGERS, J. B. OVERTON (1905) ganz klar aus. Und wir sehen in Fig. 254 einen typischen Fall, in Fig. 255 einen weniger typischen von „Gamosomen". Die Chromocentren beginnen dabei in beiden Beispielen zu längeren Lininfäden ausgezogen

zu werden. Bei *Thalictrum* sind diese annähernd farblos, bei *Calycanthus* jedoch auch schon „chromatisch" gefärbt. Wollen wir noch einige Beispiele anführen, wo sich Gamosomen beobachten ließen, so sei auf die Publikationen von STRASBURGER (1904c, 1905c) für *Galtonia* und *Hosta*, J. B. OVERTON (1904, 1905, 1909a) für *Thalictrum*, *Calycanthus*, *Campanula* und *Richardia*, LAGERBERG (1906, 1909) für *Adoxa*, LUBIMENKO und MAIGE (1907) für *Nymphaea* und *Nuphar*, SYKES (1908a) für *Hosta*, LUNDEGÅRDH (1909) für *Matricaria*, *Anthemis*, *Achillea* und *Calendula*, ROSENBERG (1907a, 1909d) für *Hieracium* und *Drosera*, TISCHLER (1910) für *Musa*, KUWADA (1910, 1911) für *Oryza* und *Zea*, NAKAO (1911) für *Secale*, *Hordeum* und *Triticum*, CL. MÜLLER (1912) für *Najas*, MAC AVOY (1912, 1913) für *Fuchsia* und *Oenothera*, v. FABER (1912a) für *Coffea*, FRISENDAHL (1912) für *Myricaria*, PACE (1914) für *Gyrostachys*, TÄCKHOLM (1914) für *Lopezia*, D. S. JOHNSON (1914a) für *Peperomia*, DARLING (1914) für *Acer*, TAKAMINE (1916) für *Brassica*, *Adonis*, *Anemone*, *Gingko*, *Rhodea*, *Cardiocrinum* (*-Lilium*)[1]), LEVINE (1916) für *Drosera*, SCHOCH (1920) für *Burmannia* usw. usw. Eine erschöpfende Zusammenstellung zu geben, erscheint uns nicht der Mühe wert zu sein, nachdem wir die relative Bedeutung der chromatischen Ausfällungen erkannt haben. Und wir dürfen nicht allerlei Dinge in die „Gamosomen" hineingeheimnissen wollen, wie es etwa STRASBURGER (1905c) tat, wenn er sagte, durch die Wechselwirkung der beiden Gamosomen würden die in ihnen liegenden „Gene" (vgl. Kap. 9d) so orientiert, „daß sie bei der darauffolgenden Streckung eine übereinstimmende Aufeinanderfolge erhalten".

Wenden wir uns jetzt zu einem weiteren Stadium der Prophase, dem Aneinanderlagern der jugendlichen Chromosomen resp. Leptonemafäden, so hörten wir darüber ja soeben, daß der Zeitpunkt dafür vielleicht nicht überall der gleiche ist. ROSENBERG (1905) und LUNDEGÅRDH (1909 S. 88) berichten, daß die Vereinigung der Fäden an einem oder an beiden Enden beginnt und gegen die Mitte fortschreitet. Dabei können sie sich häufig umeinander winden, wie wir das von JANSSENS' (1909, 1919b) Lehre näher erfahren (vgl. oben S. 396). Jedenfalls, wenn diese überhaupt zu recht besteht, werden wir hier zu Beginn der Prophasen den „Chromosomenaustausch" uns denken und nicht erst kurz vor der Diakinese. Darin sind sich die neueren Autoren ziemlich einig (vgl. Kap. 9d und die zusammenfassende Betrachtung von E. A. WILSON und MORGAN 1920, s. a. GATES und REES 1921, S. 375). Und diese beiden sagen mit Emphase: „A twist which always untwisted again along the original lines would appear to have no raison d'être, whatever are the physical or physiological processes which bring about the torsion."

Die Annahme einer Fadenkonjugation nur in der Synapsis, die man zuweilen machte, um diese eigenartige Phase zu erklären, läßt sich nicht halten, ja war eigentlich schon immer unmöglich, da die „Kontraktion" des Fadenwerks bereits vor der Kopulation da sein konnte. Einer der Führer der neueren Karyologie, ROSENBERG, hatte uns schon 1905 Bilder dafür gegeben, daß erst lange nach dem „Höhepunkt" der

[1]) Bei *Brassica* stimmt die Zahl der Chromocentren annähernd mit der der Chromosomen überein, bei *Adonis* und *Anemone* ist das schon weniger der Fall, bei den übrigen gar nicht mehr.

Synapsis die Leptonemafäden zusammentreten können (Fig. 256). Sie sind so klar wie möglich, und wir müssen uns also nach einer anderen Erklärung der sonderbarsten Phase während der heterotypen Teilung umsehen.

Wir hörten oben (S. 363), daß man ursprünglich wohl meinte, in der Synapsis eine Wirkung der Fixierungsmittel zu sehen. Abgebildet wurde sie bereits in den ältesten karyologischen Arbeiten, so von Tschistiakoff (1875) für *Cupressus*, von Tangl (1882) für *Hemerocallis*, von Strasburger (1882b) für *Equisetum* und (1884b) für *Fritillaria*, von Heuser (1884) für *Lilium*. Doch nahmen diese Forscher alle eine Reagentienwirkung an. Karsten (1893a) dagegen, der sie bei *Gnetum* auffand, hält sie schon nicht mehr für ein Kunstprodukt, wenn

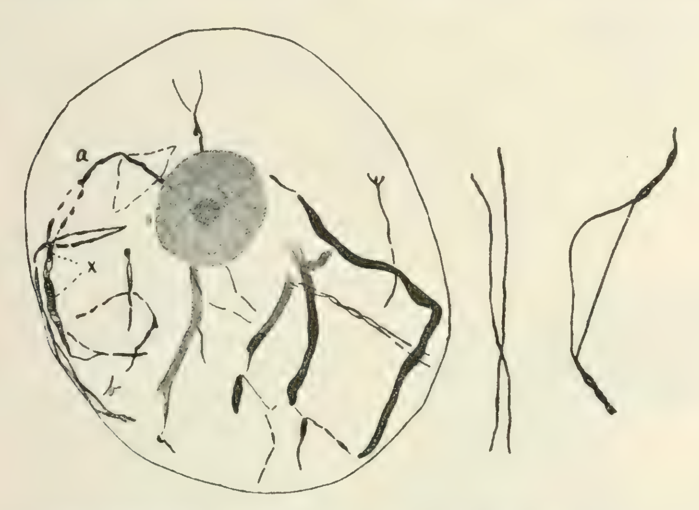


Fig. 256. *Arum maculatum.* Pollen-Mutterzelle in „später Synapsis"; ein Teil der Fäden nur eingezeichnet. Bei a und b zwei Chromatinschlingen in Copulation. Rechts gesonderte Fäden in Überkreuzung und im Verschmelzungsbeginn. (Nach Rosenberg.)

er meint, die „Kernkontraktion" scheine „die kommenden Veränderungen einzuleiten". Rosens (1893) „Dolichonema" umfaßt nicht nur die Synapsis selbst, sondern auch das vorangegangene „Leptonema" und das folgende „Pachynema". Doch erst, als J. E. S. Moore (1895) sie mit ihrem jetzt üblichen Namen belegte, beschäftigte man sich eingehender mit ihr (s. z. B. Farmer 1895b, Dixon 1895c, S. 710). Und die Zweifel an ihrer Realität wurden völlig verscheucht, als man sie lebend beobachtet hatte. Das ist jetzt so oft geschehen, daß die Tatsache wohl absolut feststeht (vgl. z. B. Sargent 1896b, S. 451, 1897, S. 194, Wiegand 1899, S. 336, Ferguson 1904, S. 22, Berghs 1904b, S. 393, 1905b, S. 155, J. B. Overton 1905, S. 131, Vejdovsky 1907, S. 10, Tischler 1910, S. 626, Sapěhin 1911, S. 492; vgl. auch das Résumé bei Mac Allister 1913b, S. 608ff.). Dessenungeachtet gab es noch lange Autoren, die nur ein Kunstprodukt in ihr sahen, wie J. H. Schaffner (1897b, 1907, 1909), Mottier (1897, 1904b; 1905 dagegen überzeugte er sich von der Natürlichkeit der Synapsis), Guignard (1899c), v. Tellyesnicki (1905, S. 408ff.), Bonnevie (1911, S. 198).

Und selbst HAECKER ließ sie (1907, S. 79) nur „ungern" als natürlichen Zustand gelten, und bekämpft sie neuerdings (1921, S. 362) direkt, trotzdem er bereits 1899 für sie ein getreten war. Denn es könnten „besondere diosmotische Eigentümlichkeiten der Kernmembran oder auch vorübergehende Zustände der Kernsubstanzen selber sein, welche bei Einwirkung von Reagentien oder auch schon bei unnatürlichen Veränderungen des Gewebsturgors eine plasmolytische Kontraktion des Kerninhalts bedingen".

Wenn wir solch typische Bilder wie in Fig. 257 vor uns haben, so hat man vielleicht den Eindruck, als ob die Kontraktion etwas über das normale Maß hinausgetrieben sei, oder wie LUNDEGÅRDH (1909, S. 90) sich ausdrückte, als ob das Fixiermittel sozusagen etwas den tatsächlichen Vorgang „unterstrichen" habe. Aber eine reine Kunststruktur kann die Synapsis schon darum nicht sein, weil alle unsere guten Fixierungsmittel sie an einer ganz bestimmten Stelle — und nur an dieser Stelle — in der Entwicklung immer wieder zeigen (vgl. auch GRÉGOIRE 1910, S. 332—335). Angaben, daß eine Synapsis ganz fehlt und darum doch die heterotype Teilung ihren gewohnten Gang weitergeht (wie z. B. von GUIGNARD 1899c, S. 461 für *Najas*), müssen uns direkt verdächtig vorkommen.

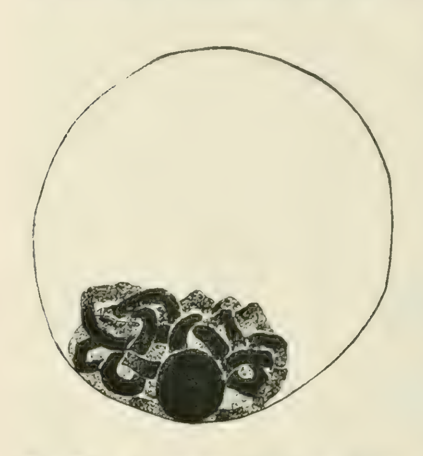


Fig. 257. *Adoxa moschatellina.* Höhepunkt der Synapsis. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

Es fragt sich, wie wir uns ihr Zustandekommen erklären sollen. Irgendeine Form veränderter Durchlässigkeit der Kernmembran, wie sie bereits HAECKER vorschwebte, könnte in der Tat den Anfang machen (vgl. auch KUWADA 1911, S. 165). Schon einige ältere Forscher wie DUGGAR (1899), sodann MOTTIER (1907) sowie LUBIMENKO und MAIGE (1907) bemühen sich zu zeigen, daß dabei zunächst das Kernvolumen schneller zunimmt als der chromatische Inhalt. (Freilich wissen wir gleich nicht, warum das bei der typischen Mitose nicht der Fall ist!) Durch genaue Messungen stellten die beiden letztgenannten französischen Forscher fest, daß bei *Nymphaea alba* die Relationen zwischen den Kernvolumina der vegetativen und der Archesporzellen in der Prosynapsis 1 : 3,9, bei *Nuphar luteum* 1 : 4,9 sind, während die Zellgrößen bei beiden sich nur wie 1 : 1,4 verhalten. In der Synapsis steigen die Kernvolumina dann so, daß sich die Kerngrößen zu den prosynaptischen verhalten wie 1 : 2,3. Die Zellvolumina waren nur im Verhältnis von 1 : 1,9 resp. 1 : 1,8 gewachsen. Scharf muß dabei zwischen Karyolymphe und Karyotin getrennt werden. Und erstere ist es, die besonders stark zunimmt.

LAWSON (1911a, 1913) nahm nun diese Vorstellungen auf und führte sie in einer ganz bestimmten Richtung weiter. Auch er betont die Wahrscheinlichkeit einer veränderten Diffusion für den Kern. Aber die Kontraktion, die doch schon die ersten Beobachter der „lebenden"

Synapsis als typisch ansahen, möchte er völlig leugnen. Nur infolge der Größenzunahme der „Kernvakuole“, die sich mit Karyolymphe vollfüllt, soll die Verkleinerung des vom Gerüstwerk eingenommenen Raumes vorgetäuscht werden. Als kausales Moment für die veränderte Diffusion möchte er die Überladung der Zelle mit Nährstoffen einführen. Das letztere möchte ich nicht von der Hand weisen, die Hauptausführungen dagegen für ganz verfehlt halten. Und es ist denn auch schon genugsam (z. B. von DAVIS 1911, FARMER 1912a, 1913, DIGBY 1912, STOUT 1913, MOTTIER und NOTHNAGEL 1913, MAC ALLISTER 1913b, FRASER 1914, H. SCHNEIDER 1914b, MOTTIER 1914, WOOLERY 1915, HANCE 1915, LEVINE 1916, GATES und REES 1921 und anderen) kritisch zu LAWSONS Theorie Stellung genommen und diese dabei gänzlich verworfen worden.

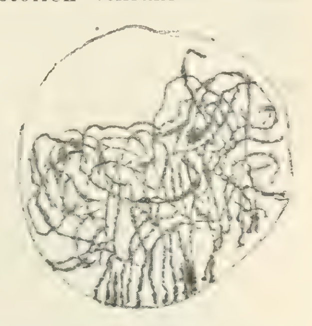


Fig. 258. *Osmunda regalis.* Das synaptische Knäuel anscheinend „polarisiert“. (Nach GRÉGOIRE.)

LAWSON wollte auch die Kerngröße während der Synapsis für eine maximale halten und den postsynaptischen Nucleus durch größere Abgabe von Karyolymphe sich wieder verkleinern lassen. Das stimmt aber nicht, oder doch nicht durchweg. H. SCHNEIDER (1914b) sah z. B., daß es für *Allium Cepa* zutrifft, nicht dagegen für *Tradescantia* und *Thelygonum*, bei denen die Kerne dauernd an Größe zunehmen. DE LITARDIÈRE (1913a) fand, daß zwar bei *Polypodium vulgare* sich nach der Synapsis das Kernvolum verminderte, daß es dagegen bei *Asplenium Trichomanes*, *Aspl. Adiantum nigrum* und *Scolopendrium vulgare* stationär blieb und bei *Dryopteris filix mas* und *Polystichum aculeatum* sich gar noch vergrößerte. Und GATES und REES (1921) geben letzteres auch für *Lactuca* an. Von einer stärkeren Exosmose kann dann natürlich keine Rede sein. Die beiden letztgenannten Autoren beschreiben (S. 368) noch eine Seltsamkeit, die sich bei ihrem Objekt öfter (nicht immer) zeigte. Es fand sich nämlich während der Kontraktion des Kerngerüstes noch eine feine Niederschlagsmembran ein, die die Außenzone des Kerns mit reiner Karyolymphe von dem chromatischen Teil trennte. Sie machen darauf aufmerksam, daß dieses Häutchen den Wasserentzug aus dem Gerüstwerk begünstigen könnte, wenn es semipermeabel wie die Kernmembran wäre. Über die Ursache der Präzipitation wissen sie nichts auszusagen.

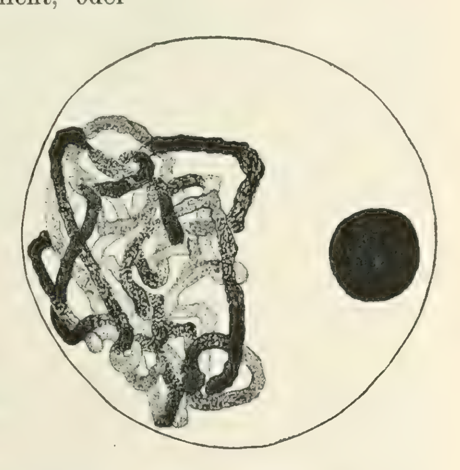


Fig. 259. *Adoxa moschatellina.* Auflockerung des Fadenwerks; ein kontinuierliches Pachynema. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

Unser Ergebnis ist also mehr als unbefriedigend. Denn auch die „Rotation“ des Chromatinknäuels, von der MARTINS MANO (1909) für

Hosta spricht, erscheint mir eine ziemlich willkürliche Annahme. Andere nämlich möchten wieder eine „Polarisation" während der Synapsis beobachten, also das Erhaltenbleiben einer besonderen räumlichen Anordnung (z. B. GRÉGOIRE 1907, 1910 für *Osmunda*, Fig. 258). Auch das ist aber nicht sehr wahrscheinlich, wenn man sieht, wie der synaptische Knäuel so außerordentlich verschieden orientiert sein kann. Ich halte es daher für überflüssig, auf diese Vorstellungen weiter einzugehen.

Die Nucleolen pflegen während der Synapsis aus den Schlingen des Fadenwerks herausgepreßt, MARTINS MANO sagt sogar herauszentrifugiert, zu werden. Wir finden das oder die Kernkörperchen dann (wie in Fig. 259) weit von dem kontrahierten Knäuel im Kernsaft gelagert. Aber wir haben, wie ja unsere Abb. 257 zeigt, daneben auch genugsam Fälle, in denen der Nucleolus sich nicht hat befreien können: oder wo mehrere vorhanden sind, kann einer außerhalb und die anderen innerhalb lagern. Das halte ich für ganz belanglose Zufälligkeiten. In den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts sprach man gern von einem „Sichelstadium" des Nucleolus (A. ZIMMERMANN 1893c, 1896, S. 69, ROSEN 1893, SARGANT 1896b, LIDFORSS 1897, selbst noch J. H. SCHAFFNER 1907 usw.), um anzudeuten, daß das Kernkörperchen bei dem Herausarbeiten aus den Schlingen meist eine Sichelform anzunehmen pflegt. Das ist aber rein mechanisch bedingt, weil häufig der Platz für den Nucleolus zwischen dem kontrahierten Kerngerüst und der Kernwand ein sehr beschränkter ist. Und schon J. E. HUMPHREY (1894, 1895), FARMER (1895b), STRASBURGER (1895), und in späterer Zeit z. B. LOPRIORE (1905), MIYAKE (1906a), KIEHN (1917) lehnten es ab, die Sichelform als etwas Wesentliches und Charakteristisches zu betrachten.

Im übrigen ist das Schicksal der Nucleolen das gleiche wie bei der typischen Mitose (vgl. oben S. 324): sie werden mehr oder weniger schnell abgebaut und irgendwie verwendet. Sind sie noch zur Zeit des Verschwindens der Kernmembran nicht ganz aufgebraucht, so können sie als „extranucleäre Nucleolen" ins Cytoplasma kommen, wo sie dann schließlich verschwinden[1]).

Es wäre im allgemeinen hoffnungslos, während des Höhepunktes der synaptischen Kontraktion in dem Fadenwerk nach „freien Enden" zu suchen. Und wenn LUNDEGÅRDH (1914b, S. 148) Wert darauf legt, daß in den „Synapsisstadien" solche doch zuweilen zu sehen sind (Fig. 260), so können wir daraus nur folgern, daß ein kontinuierliches „Spirem" jedenfalls zu der Zeit kurz vor der Synapsis nicht da zu sein braucht. Aber nach eigenen Erfahrungen, die sich über eine große Zahl von Pflanzen erstrecken, wie nach der Literatur vermag ich mich nicht zu überzeugen, daß die „freien Enden" dauernd erhalten bleiben. Auch werden wir weiter unten sehen, daß gewisse Erfahrungen der experimentellen Erblichkeitslehre ein geschlossenes Fadenwerk für einige Zeit zu fordern scheinen (s. Kap. 9d). In der Synapsis würde jedenfalls

[1]) Wenn LEVINE (1916) neuerdings solche mit bestimmten Chromosomen zusammenwirft, wenigstens insoweit als er morphologische Unterschiede nicht zwischen ihnen aufzufinden vermochte, so ist hier sicherlich die mikroskopische Technik noch nicht genügend herangezogen. Ich habe noch vor kurzem (TISCHLER 1921) in den Pollen-Mutterzellen von *Tradescantia fluminensis* genau solch fragliche „Nucleolarsubstanzen" in Menge gesehen, wie LEVINE bei *Drosera*. Ich kann aber nur eine ganz oberflächliche Ähnlichkeit mit zurückgebliebenen Chromosomen zugeben.

durch die räumliche Annäherung der einzelnen getrennten Leptonema-Fäden eine Verklebung der Chromosomen an den Enden sehr leicht möglich sein, und die Gruppen können dabei fürs erste noch gut erkennbar bleiben. J. B. OVERTON (1909) z. B. bemerkt für *Richardia* (S. 35), daß die Stellen „where two adjacent chromosomes unite end to end are always marked by thinner, less chromatic regions". Ähnlich hatte es auch MONTANELLI (1907) für *Cucurbita* gefunden. Solches kann dann zu Fällen überführen, wo die Grenzen nie mehr deutlich sind, wie bei OVERTONS Objekten: *Podophyllum*, *Campanula* und *Helleborus*. In früheren Zeiten hat man nie an einer zeitweisen Verklebung aller Chromosomen zu einem kontinuierlichen Spirem gezweifelt. Noch MONTGOMERY (1901a) hielt das für ganz selbstverständlich. Aber dann kam der Umschwung in erster Linie durch GRÉGOIRE (1907a), S. 380, 1910, S. 335ff.). Und einige Autoren kämpften bereits vorher für die gleiche Ansicht, so ATKINSON (1899) für *Trillium*, ANDREWS (1901) für *Magnolia* und *Liriodendron*, CH. E. ALLEN (1903) für *Larix*. Von späteren Forschern, die auch hierbei die völlige Unabhängigkeit der Einzelchromosomen postulierten, seien noch MARTINS MANO (1909), STOMPS (1910), TAHARA (1910b), MALTE (1910), BOENICKE (1911a), DE LITARDIÈRE (1912b), FARMER (1913), LAWSON (1913) und SCHOCH (1920) angeführt. Wenn GRÉGOIRE auch ROSENBERG (1905, 1909a) sowie J. B. OVERTON (1909) und LUNDEGÅRDH (1909) als Eideshelfer für seine Ansicht anführt, so geht er m. E. darin zu weit. Denn diese Autoren haben wohl bewiesen, daß während des schwer entwirrbaren Fadenwerks freie Enden existieren können, nicht aber, daß sie dauernd erhalten bleiben müssen. So kann die ROSENBERGsche Figur (Fig. 261) bereits wieder den Zeitpunkt charakterisieren, in dem ein Zerfall in die Einzelchromosomen eintritt. Viele andere Forscher, auch nach Kenntnis der gegenteiligen Ansichten, sind dabei geblieben, daß zum mindesten für kurze Zeit ein wirklich kontinuierliches Fadenwerk existiert. So möchte ich mit LAGERBERG (1909) Fig. 262 bei dem dicken Fadenwerk von *Adoxa* (Embryosack-Mutterzelle) nur, wo das Messer den Faden durchschnitten hat, solche Unterbrechungen sehen. Und von anderen Autoren, die für ein zeitweise vorhandenes kontinuierliches Spirem sich einsetzen, nenne ich noch, wenn wir von den älteren ganz absehen wollen, J. H. SCHAFFNER (1901, 1905, 1906, 1909), CH. E. ALLEN (1904, 1905a und c), MIYAKE (1905a), MOTTIER (1905, 1907, 1909, 1914),

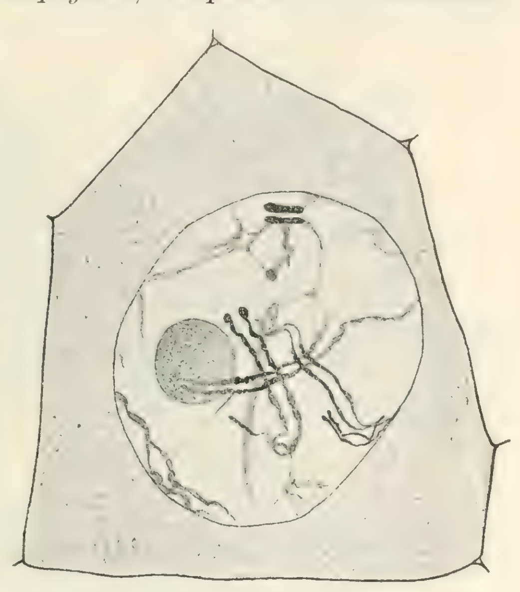


Fig. 260. *Trollius europaeus.* Ein Teil des Fadenwerks kurz vor der Synapsis. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Cardiff (1906), W. H. Brown (1908), Hyde (1909), Sauer (1910), G. Nichols (1910), Davis (1911), R. Allen (1911), Mac Avoy (1912, 1913), Digby (1912), Beer (1912)[1], Boucherie (1913), Mac Allister (1913b), Mottier und Nothnagel (1913), D. S. Johnson (1914a), L. E. Humphrey (1914), Woolery (1915), Tahara (1921), Suessenguth (1921), Gates und Rees (1921). Ja eigentlich können wir alle Anhänger der Metasyndese hier anführen. Das „Pachynema", wie das Stadium der verschmolzenen Fäden von Grégoire im Anschluß an die Winiwartersche Nomenklatur (1900) der „pachytänen Fäden" genannt wurde, kann also nach all diesen Autoren für eine Zeitlang zusammen-

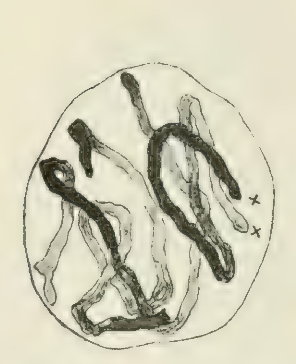


Fig. 261. *Crepis virens.* Pachynema, bei + die freien Enden eines Chromosoms. (Nach Rosenberg.)

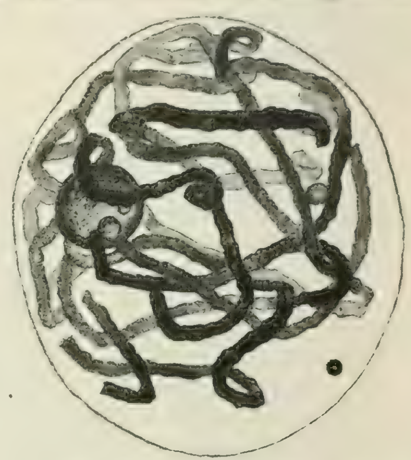


Fig. 262. *Adoxa moschatellina.* Pachynema, das den ganzen Kernraum ausfüllt. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

hängen. Denken wir auch daran, wie bei den Thallophyten (Kap. 6b) die gleiche Differenz in der Anschauungsweise zutage trat und wie eine unleugbare Tendenz bei manchen Forschern bestand, hier einen Gegensatz zu den somatischen Teilungen herzustellen.

Die Anhänger der Metasyndese haben noch ein ganz besonderes Bedürfnis, die Verklebung der Chromosomen-„Fäden" an den Enden während einer gewissen Zeit zuzulassen, da ihre Auffassung der Chromosomenreduktion ja damit zusammenhängt[2]).

Je zwei einander „homologe" Chromosomen sollen unter Schlingenbildung verschmelzen, so daß die verklebten Enden zusammenbleiben und die „freigewordenen" nebeneinander zu liegen kommen. Während also nach parasyndetischer Anschauung die Kernsegmente sich in den Prophasen so „aufsuchen", daß homologe Teile, Chromomeren, sich gegen-

[1]) Dagegen 1913 trat er für ein diskontinuierliches Spirem ein.

[2]) Haecker (1907, S. 83) macht darauf aufmerksam, daß diese Annahme im wesentlichen mit seiner im Jahre 1892 ausgesprochenen Theorie der „Pseudoreduktion" harmoniere, der auch O. v. Rath und Rückert sich anschlossen. „Nur daß wir die Entstehung der scheinreduzierten Zahl auf das Ausbleiben eines letzten Querteilungs- oder Segmentierungsschrittes und nicht auf eine in der Synapsis stattfindende Hintereinanderlagerung oder Verkettung zweier Chromosomen zurückführten" (vgl. dazu auch Haecker 1912, S. 335ff. und 1921).

überliegen, würden nach metasyndetischer Lehre die Chromosomen abwechselnd immer so entstehen, daß die eine Serie ihre „Pole" a—b, a—b, a—b, die andere dazwischen gelagerte, sie b—a, b—a, b—a liegen läßt. Sonst kommen ja nach der Faltung nicht die gleichnamigen Abschnitte einander gegenüber. Das erscheint aber überaus verzwickt und von vornherein nicht sehr glaubwürdig (vgl. dazu auch MORGAN 1919, S. 50). Der Endeffekt — nach der Schlingenbildung — wäre ja freilich der gleiche wie bei der Parasyndese.

Durch diese Faltungen müßte mit einem Schlage das mikroskopische Bild sehr verändert werden, denn der Gesamtfaden wäre ja dadurch auf die Hälfte seiner Länge verkürzt. Etwas derartiges glauben die Anhänger der Metasyndese in der „second contraction" zu sehen. Beobachtet wurde solche lange, bevor sie bewußt mit einer Metasyndese in Beziehung gebracht wurde, von SARGANT (1896b, S. 460, 1897, S. 200), A. ERNST (1902) und CANNON (1903a), und auch nachdem sie damit verknüpft war, leugnen sie die Anhänger der Parasyndese nicht (CH. E. ALLEN 1905a und c, MIYAKE 1905a, J. B. OVERTON 1905, ROSENBERG 1907b, 1909d, GRÉGOIRE 1907a, SYKES 1908a, NAKAO 1911, DE LITARDIÈRE 1912b, MAC ALLISTER 1913b (hier Résumé), MAIGE 1914, TAHARA 1921, SHARP 1921). Andererseits scheint in manchen Kernen eine „second contraction" auch sicher ausfallen zu können (LUBIMENKO und MAIGE 1907, GRÉGOIRE 1907a, LAGERBERG 1909, v. FABER 1912a, SAXTON 1913b). Und sogar Anhänger der Metasyndese müssen das zugeben (DAVIS 1910 zuweilen für *Oenothera*, MOTTIER 1914 für *Acer*). Das kann aber nur dadurch erklärt werden, daß die Verkürzung des Fadenknäuels so allmählich vor sich geht, daß der „schroffe" Übergang ganz vermieden wird. Und darin sehen die Parasyndetiker überhaupt den Schlüssel für die Erklärung der second contraction. Es ist eben immer im Prinzip nur eine allmähliche Verkürzung und Verdickung der Fäden, die schließlich zu einem Höhepunkt führt. Wenn dieser relativ bald erreicht wird, dann kommen Bilder zustande, die die Metasyndetiker für sich verwerten könnten. Daß die Erklärung stimmt, sieht man so recht, wenn man einzelne gut bekannte Fälle genau analysiert. So führt ROSENBERG (1909d) für *Drosera* näher aus, daß jedes Chromosom sich zuerst an dem Ende konzentriere, an dem es der Kernmembran anliege. Der Teil, der ins Kernlumen hineinragt, bleibt demgegenüber chromatin-

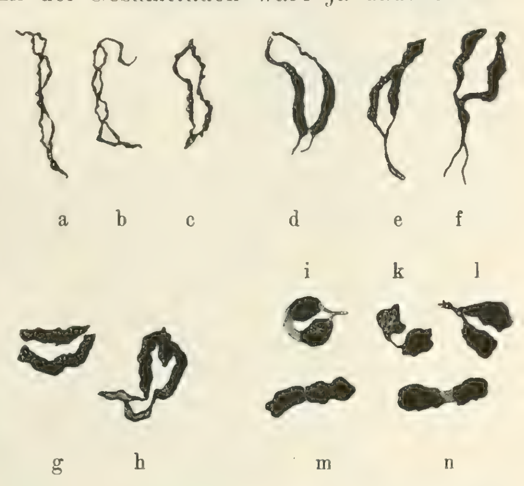


Fig. 263. *Drosera longifolia.* Verschiedene Entwicklungsstadien der Chromosomen, vom Ende des Spiremstadiums bis zur Fertigstellung. Eine Erklärung durch „Umbiegung" ist danach ganz unmöglich (a—f). In g—n sieht man „fertige" Chromosomen. Von Interesse ist, daß sich einige dabei so weit voneinander entfernen, daß sie nur an einem Ende zusammenhängen und so eine „gerade Linie" bilden. (Nach ROSENBERG.)

ärmer. An diesen Enden sieht man deutlich, daß die beiden nebeneinander liegenden Fadensysteme noch umeinander gedreht vorhanden sind. Käme die Doppelheit durch Faltung zustande, so dürfte ein solches Phänomen gar nicht zu sehen sein (Fig. 263a—f) (vgl. auch LUNDEGÅRDH 1909, FRISENDAHL 1912).

Wir haben bisher nämlich noch nicht ausdrücklich davon gesprochen, daß gleichzeitig in dem „dicken Faden" des Pachynema die Spaltung eingesetzt hat, durch die die beiden Chromosomenpartner sich wieder voneinander trennten, freilich um zunächst noch einander parallel liegen zu bleiben. Der prophasische Kern ist ins sogenannte „strepsitene Stadium" (V. WINIWARTER 1900) oder „Strepsinema" (GRÉGOIRE 1905) eingetreten (Fig. 264, Fig. 265). Und Schritt für Schritt können wir nun die Verkürzung und damit gleichzeitig die Segmentierung des Fadenknäuels wahrnehmen. Wir haben jetzt also wieder einzelne Doppelchromosomen, und sie sind nicht mehr an ihren Enden verklebt (s. a. Fig. 266). Daß sie dabei noch starke Drehung umeinander zeigen können, sehen wir besonders deutlich in Fig. 264b. STOMPS (1910) sucht für *Spinacia* noch zu erklären, wie manche Bilder leicht irrtümlich als Beweise für Metasyndese angesehen wurden. Es kann nämlich hier jedes Doppelchromosom zunächst nur an einem Ende aus dem Fadenwerk sich herauslösen. Ein Zusammenhang mit dem Nachbarchromosom kann, nach dem Zentrum des Kernes gerichtet, somit noch erhalten bleiben, so daß die ganze Figur die Form eines „Sterns" annimmt. „Stellt man sich . . . vor, daß in diesem Stadium einige Paare, anstatt an dem peripheren Ende an dem zentralen ihre beiden Komponenten spreizen lassen und daß letztere miteinander verbunden bleiben, dann gelangt man zu jenen Reihen aufeinander folgender Chromosomen, welche z. B. von MIYAKE (also auch einem Parasyndetiker!) für *Galtonia* und *Tradescantia* beschrieben worden sind". Mit andern Worten, wir haben so die Möglichkeit, auch bei Bildern, die auf den ersten Blick als Beweise für stattfindende Metasyndese erscheinen, auf Parasyndese zu schließen.

Nicht dagegen ist das Umgekehrte der Fall. Einzig und allein, wenn einwandfrei gezeigt werden könnte, daß die genaue Zahl der Schleifen der haploiden entspräche und jede Schleife unzweifelhaft aus zwei Stücken sich zusammensetze, die „end to end" aneinander befestigt wären, und daß dann je zwei solcher Halbschlingen auch die nämlichen Chromosomen wären, die nachher in der Diakinese als Teile eines der „Gemini" vorhanden sind, ließe sich ein Beweis für die Metasyndese führen. M. E. ist das bisher nirgendwo geschehen. Neuerdings glaubt SUESSENGUTH (1921), daß es ihm bei *Rhoeo discolor* gelungen ist, diesen Nachweis zu führen. Wir möchten uns diesem sorgfältigen Beobachter aber doch nicht anschließen. Denn gerade die naheverwandte Gattung *Tradescantia* (s. weiter unten) liefert häufig Bilder, die selbst so erfahrene Forscher wie STRASBURGER anfangs auf Irrwege führten. Zudem kenne ich *Rhoeo* aus eigener Erfahrung und kann auch nach erneutem Studium (1921) nicht zugeben, daß eine Metasyndese hier zu erweisen wäre. Die von SUESSENGUTH aufgefundenen Bilder lassen sich, wie wir gleich hören werden, auch anders deuten. Die Hauptanhänger der Metasyndese sind im übrigen: J. H. SCHAFFNER (1897b, 1901, 1905, 1906, 1909, 1915), DIXON (1901), MONTGOMERY (1901a, b, 1904), DUGGAR (1900), FARMER u. J. E. S. MOORE (1903, 1905), GREGORY



Fig. 264. *Adoxa moschatellina.* a Längsspaltung des Pachynema. b starke schraubige Drehung der beiden Paarlinge umeinander. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

a

b

Fig. 265. *Lilium speciosum.* a fortschreitende Längsspaltung des Pachynema. b einzelne Chromosomen im „Strepsinema"-Stadium. (Nach GRÉGOIRE.)

a

b

Fig. 266. *Lilium speciosum.* Weitgehende Konzentrierung und Verkürzung der „Doppelchromosomen". (Nach GRÉGOIRE.)

(1904a u. b), STRASBURGER 1904c (vorübergehend), FARMER u. SHOVE (1905), W. C. STEVENS (1905), MOTTIER (1905, 1907, 1909, 1914), W. H. BROWN (1908), GATES (1908c, 1909c, 1911a, b, 1915), GEERTS (1909), J. F. LEWIS (1908), HYDE (1909), DAVIS (1909, 1910, 1911), DIGBY (1910, 1912, 1914, 1919), BEER (1912, 1913)[1]), MAC AVOY (1912, 1913), LAWSON (1913), MAC ALLISTER (1913b), MOTTIER u. NOTHNAGEL (1913), OSAWA (1913b), WHITE (1913), WINGE (1914), FRASER (1914), WOOLERY (1915), MELIN (1915), NOTHNAGEL (1916), GATES u. REES (1921), vgl. auch die Zusammenfassung bei GRÉGOIRE (1910, S. 310ff.), und SHARP (1921, S. 239).

Ein Nebeneinander von beiden Modi der Reduktion, wie das z. B. GATES (1909c, 1911a), DIGBY (1914), FRASER (1914), SUESSENGUTH (1921) und GATES und REES (1921) vertreten, erscheint mir sehr wenig wahrscheinlich. Ich möchte in diesen „Kompromißversuchen" lieber Eingeständnisse der Schwächeposition sehen. Und sollte wirklich bei gewissen Algen eine Metasyndese vorhanden sein, so meine ich doch, daß sie bei den Cormophyten absolut aufgegeben ist.

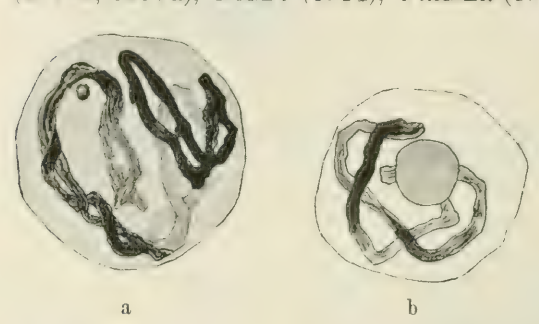


Fig. 267. *Crepis virens.* Kern bei Übertritt in die Diakinese mit den drei umeinander geschlungenen Doppelchromosomen (in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten). (Nach ROSENBERG.)

Mit einem Worte sei schließlich noch der „Perlstrukturen" gedacht, die von manchen Autoren in bestimmten Stadien gesehen wurden. Nach dem, was wir oben (S. 312) von der typischen Mitose hörten, werden wir auch hier geneigt sein, ihnen irgend eine wesentliche Bedeutung vorläufig abzusprechen. Es erübrigt sich daher wohl, eine Aufzählung der Arten zu geben, bei denen man solche Struktur nachzuweisen glaubte. BARANETZKY (1880) fand sie schon vor vielen Jahren, und STRASBURGER (1882b) verwertete es darauf theoretisch (vgl. auch 1905b, 1907b usw.). J. B. OVERTON (1905) gab ganz nüchtern an, daß manche Pflanzen in der Tat in gewisser Tinktion die Perlstruktur deutlich zeigten, andere aber gar nichts davon erkennen ließen.

Der Übergang des „Strepsinema" zur **Diakinese** läßt sich besonders deutlich bei Species erkennen, die nur wenig Chromosomen besitzen, wie bei *Crepis virens* mit ihren drei haploiden Kernsegmenten (Fig. 267). Wären hier deren mehr vorhanden, erschiene die Verschlingung hoffnungslos, während sie jetzt relativ bequem entwirrbar ist (ROSENBERG 1909a). Und dann sind öfters diese Übergangsbilder schwer zu deuten, da die Chromosomen eine sehr ungleiche Größe haben können und nur nach sorgfältiger Analyse der einzelnen Paare ein Verständnis des mikroskopischen Bildes möglich ist (vgl. z. B. Fig. 268, ROSENBERG 1905 für *Listera*). Gerade während der Verkürzung, die in der „typischen" Diakinese ihr Ende erreicht hat, wechselt dabei die

[1]) Ursprünglich (1909) hatte er an Parasyndese geglaubt.

Form der Chromosomen so außerordentlich, daß nur eine sehr genaue Untersuchung des mikroskopischen Bildes uns jedes Stadium richtig einordnen läßt. Man vgl. z. B. Fig. 269 mit 267. In beiden Fällen haben wir die Kerne der Pollen-Mutterzelle von *Crepis virens* vor uns, die Stadien folgen unmittelbar aufeinander, aber wie verschieden schauen sie auf den ersten Blick aus! Die Diakinese hat als relativ gut abgegrenztes Stadium schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Karyologen auf sich gezogen. Wir hörten bereits oben (S. 364), daß Haecker (1897, S. 701) sie zuerst genauer charakterisiert hat. Nur in seltenen Fällen liegen dabei die beiden Partner der „bivalenten" Gruppe genau einander



Fig. 268. *Listera ovata.* Einzelne Chromosomen ungleich groß, in a strepsinematische Spaltung, in b Übergang zur Diakineseform. (Nach Rosenberg.)

gegenüber, öfter sind sie etwas gebogen und stehen in einem Winkel zueinander, so daß wir \/, (), 8, X, Y usw., also halbring-, ring-, achter- oder kreuzförmige Figuren beobachten. Daß daneben häufig genug noch Umschlingungen zu sehen sind, machen uns solche Übergangsfiguren, wie wir sie z. B. in Fig. 264b kennen lernten, von vornherein wahrscheinlich. Janssens (1909) wollte seine „Chiasmatypie" ja gerade für dieses späte Stadium ursprünglich begründen (s. S. 396). Die rasche Veränderlichkeit der Umschlingungen ist aber hier für die theoretisch zu fordernden „festen Stellen" des Chiasma (s. a. Kap. 9d) sehr wenig günstig. Selbst die Chromosomenpaare in ein und demselben Kern liegen in den verschiedensten Kombinationen zueinander, wie uns *Crepis virens* (Fig. 269) mit ihren nur drei Paaren sehr anschaulich klar macht. Auch sei noch auf die Fig. 263g—n und 270—271 verwiesen, aus denen uns die variable Stellung der beiden „Gemini" eines Paares besser als durch lange Beschreibungen einleuchten wird. Es erübrigt sich wohl, besondere Literatur hier aufzuführen, da wir Beschreibungen für die Diakinese fast in jeder Arbeit finden, die sich mit der Reduktionsteilung beschäftigt. Den Grund für das gerade hier oft so starke Auseinanderweichen der homologen Chromosomen sieht Farmer (1907a) in elektrischen Wirkungen. Wir brauchen nur an Lillies (1903) Aus-

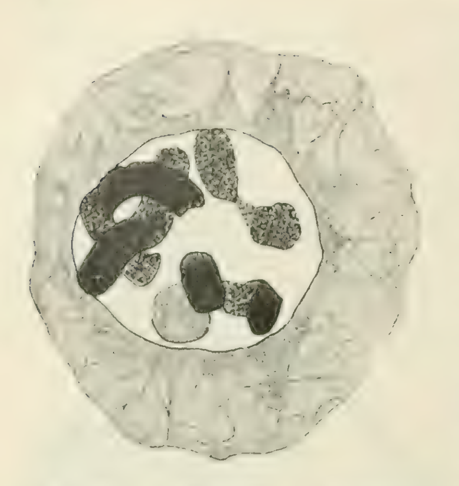


Fig. 269. *Crepis virens.* Diakinese. Die multipolare Spindel macht sich bereits bemerkbar. (Nach ROSENBERG.)



Fig. 270. *Trillium grandiflorum.* Gemini der Pollen-Mutterzellen im Diakinese-Stadium. (Nach GRÉGOIRE.)

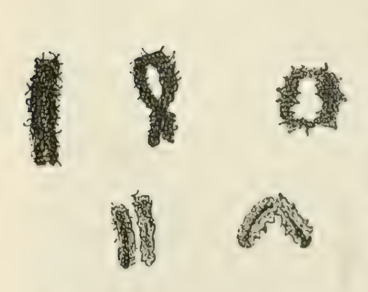


Fig. 271. *Thalictrum purpurascens.* Gemini der Pollen-Mutterzellen im Diakinese-Stadium. (Nach J. B. OVERTON.)

führungen zu denken (vgl. oben S. 338), nach denen das Chromatin gegenüber seiner Umgebung „negativ elektrisch geladen" ist. Das Potential muß aber immer stärker werden, je mehr sich die chromatische Substanz „konzentriert". Da wir in der Diakinese ein Maximum der Verdichtung anzunehmen haben, würde die Abstoßung der gleichgeladenen Teile möglichst weit durchgeführt.

Ganz besonders sind diejenigen Fälle für uns von Interesse, in denen die Chromosomen nur an einem Ende weit auseinander spreizen, am anderen aber mechanisch miteinander verklebt bleiben. So können sie sich fast kettenartig nebeneinander lagern und scheinbar Anlaß geben, metasyndetische Bindung anzunehmen. Ich habe selbst z. B. sehr ausgesprochen bei *Ribes* (TISCHLER 1906a) allerlei Übergänge von solcher „end to end-Bindung" zur normalen Parallel-Lagerung gesehen und vermag so aus eigener Anschauung mit Nachdruck zu betonen, daß die erstgenannten Bilder keinen Gegenbeweis für die Parasyndese liefern. Und noch besser fast sah ich das neuerdings (TISCHLER 1921) bei *Tradescantia fluminensis.* In einem und demselben Kern fand ich hier z. B. für drei Paare die beiden Chromosomen genau in einer Reihe gelagert und mit den Enden verknüpft, ein weiteres Paar spreizte unter stumpfem Winkel auseinander, drei bildeten ungefähr ein Kreuz, während fünf den „idealen" Modus der Parasyndese, genaue Parallellagerung, aufwiesen. In einem anderen Falle lagen außer bei zwei Paaren alle Chromosomen in Ketten hintereinander, in einem dritten war gar kein einziges nebeneinander gelagert. Es war zu verstehen, wenn STRASBURGER (1904c) gerade für *Tradescantia* aus solchen Bildern anfänglich auf Metasyndese schloß, und SUESSENGUTH (1921) noch in allerletzter Zeit für die nahe verwandte *Rhoeo discolor* den gleichen Schluß ziehen wollte. Ganz folgerichtig schien diesem Forscher dann die Diakinese ganz zu

fehlen[1]): (vgl. auch STRASBURGER 1905c, 1909a, 1910c, ROSENBERG 1905, MIYAKE 1905a, STOMPS 1910, N. E. STEVENS 1912b, TÄCKHOLM 1914 usw. usw.). Und so möchte ich auch die Ketten von haploiden Chromosomen oder von Chromosomenpaaren betrachten, die die *Oenothera*-Karyologen sehen (GATES 1908, DAVIS 1909, 1910, 1911, vgl. Fig. 272), sowie die, welche J. H. SCHAFFNER (1909) für *Agave* und WHITE (1913) für *Nicotiana* beschreiben.

Des öfteren ist nun beobachtet, daß die Chromosomen nicht gleichzeitig in die Diakinese eintreten, sondern nacheinander erst ihre „fertige Form" erlangen (CH. E. ALLEN 1905c für *Lilium*, LUNDEGÅRDH 1909 für *Calendula* und *Trollius*, FRISENDAHL 1912 für *Myricaria*, H. SCHNEIDER 1914b für *Thelygonum*, KUWADA 1919 für *Zea* usw.).

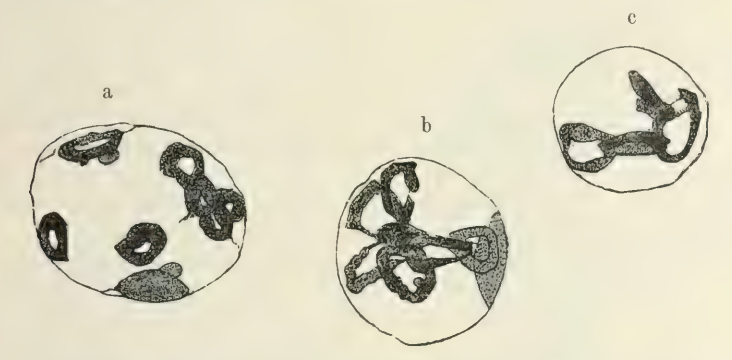


Fig. 272. *Oenothera grandiflora.* a die „diakinetischen Ringe" voneinander isoliert. b und c kettenartig verbundene Chromosomenpaare. Vergr. 2000. (Nach DAVIS.)

In der Diakinese haben die Zoologen sehr vielfach ihre „Vierergruppen" beschrieben (s. Résumé HAECKER 1907, S. 88ff., ZIEGLER 1918, SCHOCH 1920, S. 31ff., SHARP 1921, S. 244ff.), d. h. Gruppen von Chromosomen, die zunächst „end to end" verbunden, dann jedes noch einmal geteilt sind, so daß vier gesonderte chromatische Elemente in einem Komplex neben- und hintereinander liegen (vgl. oben S. 368). Solche Vierergruppen dürften im Pflanzenreich im allgemeinen nie vorkommen, eben weil das Hintereinanderlagern nur eine Zufälligkeit vorstellt. Wir könnten höchstens eine //// Lagerung annehmen, sofern die „zweite" Längsspaltung (vgl. S. 395ff.) nicht in einer Ebene senkrecht zu den hier skizzierten Chromosomen (also nicht parallel der Fläche des Papiers) vor sich geht. Ist dieser zweite Modus dagegen realisiert, können wir die Zusammensetzung der „Einheit" aus vier Enkelchromosomen natürlich nur auf einem Querschnitt sehen.

GRÉGOIRE (1905, S. 239, 1910, S. 228ff.) geht die bis zur Abfassung seines Sammelberichts publizierten Arbeiten einzeln durch und kommt zu dem Resultat, daß auch nicht ein einziger Fall gesichert ist, in dem wir „echte" Vierergruppen im Sinne der Zoologen haben. Das gilt gleich für OSTERHOUTS (1897) oft zitiertes Beispiel bei *Equisetum*,

---

[1]) Ganz ähnliches beschreibt neuerdings (1921, S. 15) TAHARA für *Chrysanthemum*, wenn ich ihn richtig verstehe.

für das GRÉGOIRE selbst und BEER[1]) (1909, S. 263) eine Nachprüfung vornahmen.

Dabei handelt es sich bei den Beschreibungen, die einer völligen Homologisierung mit zoologischen Objekten günstig sind, gar nicht einmal um die Betrachtung solcher Grenzfälle, wie wir sie soeben auf S. 410 kennen lernten, in denen die Chromosomen nur an einem Ende stark auseinander spreizen, sondern oft ist die „zweite" Spaltung überhaupt nicht einmal gesehen und nur allerhand Zufälligkeiten, wie Einkerbung am Rande oder Verdickung der Enden haben ein tatsächlich einheitliches Chromosom doppelwertig erscheinen lassen (vgl. neuerdings insbesondere SAKAMURA 1920) (s. oben S. 368).

Derartige „falsche Tetraden" sind neben echten[2]) offenbar bei Bryophyten und Pteridophyten besonders leicht zu sehen (siehe z. B. FARMER 1895a, CALKINS 1897, W. C. STEVENS 1898a, 1905, STRASBURGER 1900a, FARMER und J. E. S. MOORE 1904, GREGORY 1904a b, A. C. MOORE 1905, YAMANOUCHI 1908a, MELIN 1915, FLORIN 1918a usw.), kommen aber in den Präparaten auch bei anderen Pflanzen vor, so bei *Arisaema* und *Trillium* (ATKINSON 1899), *Nymphaea* (STRASBURGER 1900a), *Tricyrtis* (IKEDA 1902), *Casuarina* (JUEL 1903a), *Epirrhizanthes* (WIRZ 1910), *Scilla* (GRANIER und BOULE 1911b), *Impatiens* (GRANIER und BOULE 1911c).

Nicht mit diesen Erscheinungen dürfen dagegen solche Bilder verwechselt werden, wie sie EM. MARCHAL (1912) für *Amblystegium* oder DIGBY (1912, S. 373) für *Primula Kewensis* beschrieben. Hier handelt es sich einfach um ein nahes Zusammenlegen zweier gesonderter bivalenter Chromosomen, wodurch der Eindruck eines „large quadrivalent chromosome" erreicht wird[3]). —

Wir hörten oben schon, daß die „zweite" Längsspaltung ihre Bedeutung für die Chromosomen-Verteilung erst während des zweiten allotypen Teilungsschrittes erlangt. Die Frage, wann sie überhaupt angelegt wird, ist bisher noch nicht übereinstimmend beantwortet worden. Einige Anhänger der Metasyndese, wie das neuerdings besonders DIGBY (1914, 1919) ausführt, nehmen sie schon in den Telophasen der letzten somatischen Teilung als gegeben an. Sie würde dann höchstens in den Prophasen der heterotypen Teilung vorübergehend „verwischt", könnte aber im Strepsinema die einzige tatsächliche Längsspaltung bedeuten. Das wäre eine Extremauffassung; die Mehrzahl der Forscher, darunter wir selbst, sind indes davon überzeugt, daß alles, was von Spaltungserscheinungen sich so früh zeigt, auf die „erste", d. h. die „Scheinspaltung", Bezug hat. Und erst bei dem weiteren Vorschreiten der Prophase, aber noch vor Erreichung der Diakinese, kann auch die „zweite"

[1]) Wenn BEER auch später (1913) seine Übereinstimmung mit GRÉGOIRE in dem Modus der Syndese widerruft, so zeigen doch auch hier seine Bilder, wie schematisch die von OSTERHOUT gezeichneten waren.

[2]) Selbstverständlich werden vielfach auch zwei parasyndetisch gelagerte längsgespaltene Chromosomen wirkliche Vierergruppen entstehen lassen, so bei einigen der von J. B. OVERTON (1909) untersuchten Pflanzen (*Thalictrum, Calycanthus* und *Richardia*) ferner bei *Spinacia* nach STOMPS (1910), *Lopezia* nach TÄCKHOLM (1914), *Burmannia* nach SCHOCH (1920).

[3]) Aus den bisherigen Beschreibungen und Zeichnungen geht wohl noch nicht mit aller Deutlichkeit hervor, wo wir wirklich nur „falsche" Tetraden beobachten können. So führt SHARP (1921, S. 248) alle genannten Beispiele promiscue auf.

sich einfinden. Für sehr späte Spaltungen, sowohl der ersten, wie der zweiten, tritt neuerdings MAIGE (1909, 1914) bei dem Studium von *Asphodelus* ein. Er möchte sie beide erst nach dem Zerfall in die Einzelchromosomen annehmen. Mir ist es indes nicht zweifelhaft, daß er die früheren Spaltungserscheinungen nur übersehen hat.

Ich habe (TISCHLER 1910, S. 660) einmal den Versuch gemacht, auf ein kausales Moment hinzuweisen, warum gerade in der heterotypen Teilung eine erneute Spaltung chromatischer Substanz vorliegt, die zunächst doch noch nicht für den Teilungsmechanismus „nötig" erscheint. Ich verglich dieses Phänomen nämlich mit der „überzähligen Längsspaltung", die wir weiter unten (Kap. 9a) bei besonders stark ernährten Kernen kennen lernen werden. „Das Verschmelzen der beiden Chromatinteile in der Synapsis würde auf den Stoffwechsel des Kernes denselben Reiz ausüben, wie es bei der starken Ernährung in den Chromosomen von *Lilium* postuliert werden muß." Dieser Versuch, die beiden Erscheinungen zu verknüpfen, brächte auch den Vorteil, die von uns vorhin angenommene während kurzer Zeit vor sich gehende „reale" Verschmelzung zu einem Gebilde damit in Beziehung zu setzen und so diese Abweichung von der somatischen Mitose auch einen abweichenden Einfluß im Verlaufe der weiteren Kernteilung nehmen zu sehen. Das würde im Grunde mit den Vorstellungen nicht collidieren, wonach bei einer gewissen Massenzunahme der jungen Chromosomen dadurch allein bereits die Notwendigkeit einer Spaltung gegeben ist (vgl. oben S. 335). Und auch TH. BOVERIS (1904) Ansichten widersprächen den unseren nicht, wonach die Chromosomen, da sie nach ihm keine „wirkliche" Spaltung erführen, zu groß blieben, um in Ruhe zu sein. Sie haben somit sofort die Bedingungen in sich, daß sie sich weiter teilen müssen. Ebenso sieht LAWSON (1911a) in der guten Ernährung der Archesporzellen den Grund wenigstens für die rasche Folge der beiden Kernteilungen. Und endlich scheint mir auch VEJDOVSKY (1912, S. 149) mit der eben ausgesprochenen Ansicht zu harmonieren.

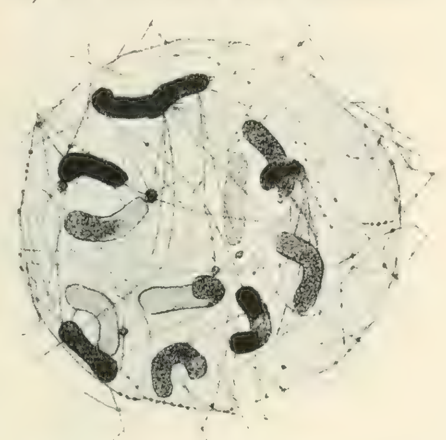


Fig. 273. *Adoxa moschatellina.* Auflösung der Kernmembran; ausgesprochen multipolare Spindelanlage. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

Selbst an und für sich so gleichgültig erscheinende Momente, wie der genaue Zeitpunkt dieser zweiten Längsspaltung oder der Grad, bis zu dem die Paarlinge auseinanderspreizen, kann unter Umständen von Interesse werden. So erwähnt WINGE (1917, S. 183), daß *Chelidonium maius* ebenso wie dessen Rasse *laciniatum* sehr frühzeitige Spaltung zeigen, daß aber letztere im Gegensatz zur ersteren viel ausgesprochener „sarcina-ähnliche" Chromosomen zu bilden imstande wäre.

Während sich diese mannigfachen Vorgänge an den Chromosomen abspielen, hatte sich die Kernmembran noch durchaus erhalten. Jetzt wird das bald anders. Wir sehen eine Auflösung der Wandung und

gleichzeitig wieder den Beginn der Spindelbildung. Ihr Ursprung ist der gleiche wie in der typischen Mitose, also in den meisten Fällen ein extranucleärer (vgl. oben S. 215). Als Hauptunterschied gegen diese fiel bereits den älteren Beobachtern auf (NĚMEC 1898b, 1899a, STRASBURGER 1900a usw.), daß eine bipolare Anordnung der ganzen Figur erst spät in Erscheinung tritt. Die Spindel ist anfangs vielmehr ausgesprochen „polyarch multipolar“ (Fig. 273).

Es muß als Ausnahme gelten, wenn in einigen Fällen (J. H. SCHAFFNER 1909 für *Agave*, FARMER und DIGBY 1910 für *Polypodium*, SAKAMURA 1914 für *Vicia*) von Anfang an Bipolarität beschrieben ist.

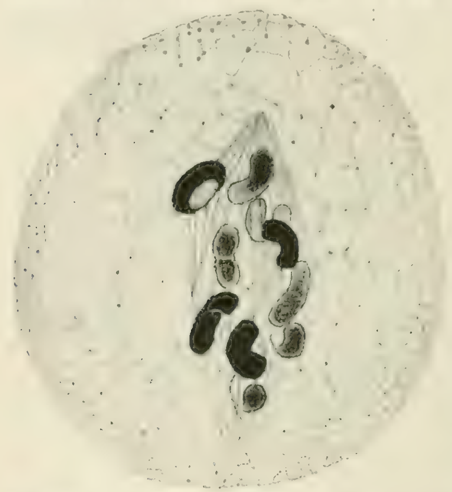


Fig. 274. *Adoxa moschatellina.* Junge heterotype Spindel mit unfertigen Spindelpolen. Der Kernraum ist noch als ein lichter Hof innerhalb der Spindel und rings um diese zu sehen. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

Vielfach wird die Multipolarität erst auf 3—4 Pole eingeengt, und allmählich werden die Centrierungen auf je einen Pol beiderseits immer ausgesprochener. Eine noch nicht ganz fertige Spindel erblicken wir nach LAGERBERG (1909) in Fig. 274 für *Adoxa.*

Gerade über die Einzelheiten der heterotypen Spindelbildung sind sehr viel Detailangaben publiziert worden. Ich nenne an erster Stelle die Arbeiten von FARMER (1893), BELAJEFF (1894b), STRASBURGER (1895) und seiner Schüler KÖRNICKE (1896), OSTERHOUT (1897) und MOTTIER (1897, 1898a), ferner die von NĚMEC (1898a b), DAVIS (1899) und vorzugsweise die der californischen Schule LAWSON (1898, 1900, 1903b, s. a. 1911b und 1913), WILLIAMS (1899), BYXBEE (1900), OSTERHOUT (1902) und HUS (1904). Dazu kämen noch die Studien von R. W. SMITH (1900b), JUEL (1900b), DAVIS (1901b), CH. E. ALLEN (1903, 1904, 1905a c), W. C. STEVENS (1905), BERGHS (1905c), KIRKWOOD (1907), LAGERBERG (1909), LUNDEGÅRDH (1912a, 1914b) und die große Masse der Daten, die mehr gelegentlich über Entstehung und Verlauf der Spindelfigur berichten. Was das prinzipiell Wichtige der Spindelbildung überhaupt anlangt, so verweise ich auf unsere obige Darstellung (S. 314ff.) für die typische Mitose. Die Einzelheiten, in denen die Autoren mit ihren Beschreibungen abweichen, beziehen sich zumeist darauf, wie das Cytoplasma um den Kern herum sich zu Beginn der Prophase „entmischt“, ob eine hyaline Schicht (LAWSONS „Perikaryoplasma“) vorhanden ist oder nicht, ob in letzterem Falle eine besondere „granuläre Zone“ existiert und endlich, wie die ersten „radialen Fasern“ auftreten. BYXBEE (1900, S. 71) sagt resumierend: „One of the principal differences . . . in the method of the formation of the spindle in the various plants studied, seems to be the time at which the free fibers are formed from the reticulum of the resting cell. In some cases this occurs very early (*Equisetum*, *Lavatera*). In other cases (*Larix*) the

spindle itself seems to be a network much stretched out.“ Solches schildert namentlich BERGHS (1905c) sehr eingehend für *Paris quadrifolia*. Die „Waben“ werden dadurch, daß sie in die Länge gezogen werden, schließlich (S. 205) „très plates et allongées“. Später beginnen sich diese Fäserchen „en faisceaux pointus“ oder „en dômes à peine saillants“ zu orientieren. Und damit kommt bald die „ébauche fusoriale“ zustande. Diese „Filzschicht“ um den Kern ist nun zwar sehr häufig, aber doch nicht überall anzutreffen. Sie dürfte mit der Auflösung der Kernmembran in Zusammenhang zu bringen sein (s. a. LUNDEGÅRDH 1912a, S. 489) und wieder durch eine Diffusion von Karyolymphe ins Cytoplasma hinein erklärt werden. Wenn DEVISÉ (1914) in den Fäserchen „Chondrioconten“ zu sehen glaubt, so stehe ich dem mit äußerstem Mißtrauen gegenüber. Ebenso ist es mir nicht wahrscheinlich, daß die ersten Faserbildungen, die man rings um den Nucleus auftreten sieht, gar nichts mit den späteren „wirklichen“ Spindelanfängen zu tun haben sollen. Ich glaube also nicht an den Satz: „Les aspects cytoplasmiques préfusoriaux décrits par nos devanciers proviennent d'une altération de l'appareil mitochondrial et ne représentent pas la première ébauche de la figure achromatique.“

a b

Fig. 275. *Adoxa moschatellina.* Heterotype Spindeln im Embryosack. a Metaphase. b Anaphase. Vergr. 1800. (Nach LAGERBERG.)

Das sehr Merkwürdige bei der Entwicklung der heterotypen Spindel ist nun, daß, wie wir hörten, die vielen ursprünglichen „Pole“ immer mehr und mehr an jeder Seite sich in je einen zusammenziehen, bis wir schließlich eine „bipolar diarche“ Spindel vor uns haben. Es ist schwer, einen Grund dafür aufzufinden, wenn man nicht die Zugwirkungen berücksichtigt, die mit der Längsstreckung der ganzen Zelle in Verbindung stehen. Doch gibt's auch hier, wenngleich seltener als in den somatischen Zellen, Fälle, in denen die Bipolarität nie erreicht wird und die Fasern annähernd parallel bleiben (JUEL 1900b für *Carex acuta*, WEINZIEHER 1914 für *Xyris indica* usw.). Direkt auseinanderspreizen tun die „garbenförmigen“ Spindeln von *Corsinia* (K. MEYER 1911). Ich bitte auch hier die Ergebnisse zu vergleichen, die wir bei der Besprechung der somatischen Spindeln entwickelten (s. S. 215ff.).

Als eigenartig sind vielleicht wieder die Bilder hervorzuheben, in denen die fertige Spindelfigur S-förmig gekrümmt ist. Das sehen wir

gerade häufig bei Pollen-, aber auch bei Embryosack-Mutterzellen. Und die Spitzen sind dann oft sehr fein ausgezogen (Fig. 275 für *Adoxa* nach LAGERBERG 1909). Zu verstehen wären solche Bildungen vielleicht wieder am besten, wenn man hier in der Tat an eine Art von Fixierung der Spindelpole im Plasmoderma glaubt (vgl. auch STRASBURGER 1900a, KÖRNICKE 1906, CATTORINI 1914 usw., siehe oben S. 316) und dann der Meinung ist, daß bei einmal festgelegter Spitze Verschiebungen der ganzen Figur während ihrer Entwicklung vor sich gehen.

Sind erst, genau wie bei der typischen Teilung, die Spindelfasern in die Kernhöhle hineingelangt, so sieht man bald auch einen Zusammenhang mit den Chromosomen. Bekanntlich hatte man diesen benutzt, um die Kontraktilität und die dadurch hervorgerufene Zugwirkung der Fasern zu postulieren (vgl. S. 340). Die Art und Weise nun, wie man mit Hilfe (oder zum mindesten unter Vermittlung) der Fasern die Chromosomentrennung sich in der heterotypen Metaphase vorstellte, finden wir in der

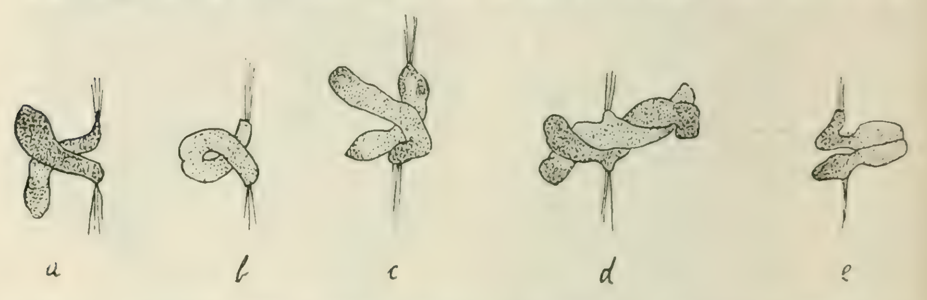


Fig. 276. *Trillium grandiflorum.* Typische „Superposition" der Chromosomen in der heterotypen Metaphase. (Nach GRÉGOIRE.)

meisterhaften Erörterung des Gegenstandes von GRÉGOIRE (1905, S. 232 ff.) eingehend erörtert. Die älteren Autoren (BELAJEFF 1894b, 1898a), DIXON (1895c, 1901), MOTTIER (1897, 1898a), STRASBURGER (1897b), STRASBURGER und MOTTIER (1897), ANDREWS (1901) usw. traten darnach für das sogenannte „Juxtapositions-Schema" ein. Das bedeutet, daß von den beiden Paarlingen oder Gemini eines Paares in der ersten Teilung jeder Dyadenkern je eine Hälfte bekommen und die eigentliche oder definitive Trennung der homologen Chromosomen erst in den zweiten Teilungsschritt fallen sollte (vgl. auch oben S. 395). Nicht alle Autoren haben sich damals freilich diese Konsequenzen klar gemacht, insbesondere nicht die, welche die Reduktionsteilung verwarfen und nur an eine „doppelte Längsspaltung" glaubten.

Fast alle neueren Forscher jedoch[1]), insbesondere auch STRASBURGER und MOTTIER, haben bald die Annahme einer Juxtaposition verlassen und vertreten das sogenannte „Superpositions-Schema" (siehe vor allem GRÉGOIRE 1905 und NICOLOSI-RONCATI 1912b). Darnach gelangt von den beiden in der Diakinese und Metaphase übereinanderliegenden Gemini der eine Partner in der ersten Teilung ganz zum einen, der andere ganz zum anderen Pol (Fig. 276).

[1]) Vgl. aber ganz neuerdings JANSSENS (1919b) und unsere Ausführungen auf S. 397).

Die Stelle, an der die Spindelfasern ansetzen, ist verschieden, pflegt aber für bestimmte Chromosomen übereinstimmend zu sein und besonders an den „Umbiegungs-Stellen" zu liegen. Wir werden uns jedoch davor hüten müssen, die Umbiegung als durch die Spindelfasern hervorgerufen anzusehen. Denn wir haben solche sicherlich oft auch da, wo keine Fasern liegen. Auch müßten wir für Pollen- und für Embryosack-Mutterzellen einer und derselben Species eine Gleichheit der Fasern erwarten, wofür keinerlei wirkliche Beweise sprechen. Man hat freilich noch „mediane", „terminale" und „intermediäre" Anheftung unterschieden, je nachdem die Spindelfasern in der Mitte, am Ende oder zwischen diesen beiden Punkten ansetzen. Aber ich möchte das als prinzipiell recht unwichtig ansehen. Beispiele für die einzelnen Typen können wir uns also wohl schenken. Vielleicht wird nur bei einem genaueren Studium in vergleichender Chromosomen-Forschung (s. Kap. 9) die eine oder andere Angabe aufs neue „Aktualität" erhalten. So erwähnt STRASBURGER (1900a), daß in den Pollen-Mutterzellen von *Iris pseudacorus* die Chromosomen terminale „Insertion" haben, während diese bei *Iris squalens* sich in einiger Entfernung vom Ende befindet. Ich möchte schon jetzt die schönen Untersuchungen SAKAMURAS (1920) hervorheben, da gerade die Anheftestelle der Fasern ein Indicium für die Grenze zweier „Chromomeren"-Abschnitte sein kann. Bis zu einer Verallgemeinerung dieses Satzes wird wohl aber noch viel Zeit vergehen.

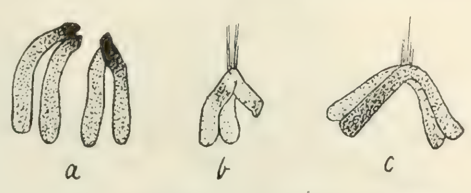


Fig. 277. *Trillium grandiflorum.* Chromosomen der heterotypen Teilung in Anaphase. a die Tochterchromosomen hängen nur noch an einer kleinen Stelle nahe dem einen Ende zusammen. b das „gemeinsame" Ende ist größer und nach unten umgebogen. c der Zusammenschluß ist nur in der Mitte noch gewahrt. (Nach GRÉGOIRE.)

Die Wanderung der Chromosomen zu den Polen ist normal. Wir sehen sie in den von LAGERBERG (1909) gezeichneten Figuren (Fig. 275b). Häufig macht sich dabei eine Formveränderung derart bemerkbar, daß sie an ihren Enden auseinanderspreizen. Das gemeinsame Stück, in dem die Chromosomen verbunden bleiben, kann sich dabei an einem Ende befinden und entweder ganz kurz (Fig. 277a) oder etwas länger und dann meist nach unten umgebogen sein (b). Endlich kann (c) ein Auseinandergehen an beiden Enden stattfinden und nur noch eine Verbindung in der Mitte bleiben. Das ist meist bei denjenigen Umbiegungen der Fall, bei welchen die Schenkel annähernd gleich sind. FLEMMING (1882, S. 261) konstatierte eine solche Spaltung der Chromosomen schon vor vielen Jahren, JURÁNYI (1882b) und HEUSER (1884) sahen es gleichfalls. Aber allgemeiner achtete man doch erst darauf, als FARMER (1895b, c) und STRASBURGER (1895) von neuem die Aufmerksamkeit darauf lenkten. Es besteht wohl kein Zweifel, daß die anaphasische Spaltung stets vorhanden ist, und wenn einzelne Autoren sie nicht auffanden (s. z. B. das Résumé bei GRÉGOIRE 1905, S. 238, neuerdings z. B. HEUSSER 1915, S. 255), so war sicherlich nur die Ungunst der Präparate daran schuld.

Die Tochterchromosomen kommen damit längsgespalten an den Spindelpolen an. Und nur durch ihre weitgehende Vakuolisation (vgl.

oben S. 330) kann dieser Spalt in vielen Fällen wieder verwischt werden. Die Spindelbildung, d. h. das Aussehen des Phragmoplasten, bringt nichts weiter besonders Erwähnenswertes. Zuweilen scheinen vorübergehend die Fasern undeutlich zu werden (s. z. B. BERGHS 1905c, S. 207 für *Paris*). Prinzipielle Bedeutung legen wir dem jedoch nicht bei.

Eine wirkliche Kernruhe tritt nach dem Abschluß der heterotypen Teilung fast niemals ein. Und wir benennen mit GRÉGOIRE (1905) daher das relative Ruhestadium zwischen den beiden Teilungen mit einem besonderen Namen, dem der „Interkinese". Von einem fortlaufenden Spiremfaden, an den noch MOTTIER (1898a, 1903) und STRASBURGER (1900a) glaubten, ist sicherlich niemals die Rede[1]). Insofern würde also hier vielleicht nicht eine völlige Umkehr der Prophasen wie bei der somatischen Teilung vorhanden sein. In günstigen Fällen kann man vielmehr verfolgen, wie die einzelnen Chromosomen ziemlich unverändert in die Prophasen der nächsten Teilung übergehen (WIEGAND 1900, SCHNIEWIND-THIES 1901 und SAUER 1910 für *Convallaria*, IKEDA 1902 für *Tricyrtis*, FARMER 1894 und A. C. MOORE 1903, 1905 für *Pallavicinia*[2]); s. auch das Résumé bei GREGOIRE 1905, S. 250). Häufiger sind solche Fälle für das Tierreich beschrieben. Aber selbst wo eine teilweise Alveolisierung stattfand, kann die ungefähre Form der Chromosomen typisch erhalten bleiben (z. B. Fig. 278 für *Paris* nach GRÉGOIRE 1906). Beispiele hierfür aufzuführen, würde Seiten füllen. Eine alte Erfahrung lehrt, daß man gerade hier oft bequem Chromosomenzählungen vornehmen kann. So ging's mir (TISCHLER 1920, 1921) neuerdings für *Antirrhinum maius*.

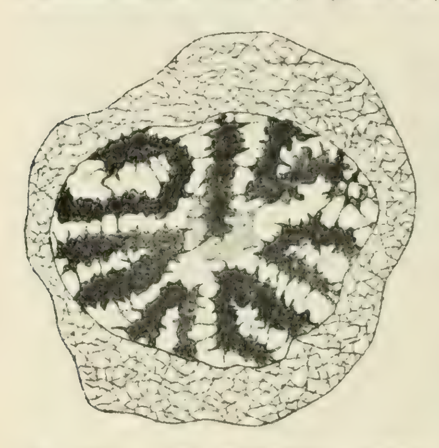


Fig. 278. *Paris quadrifolia*. Interkinese der Pollen-Mutterzellen. (Nach GRÉGOIRE.)

Am weitesten dürfte die Kernruhe noch für die interkinetischen Kerne gewisser Pteridophyten und Gymnospermen gehen (z. B. *Botrychium* nach W. C. STEVENS 1905, *Helminthostachys* nach BEER 1906a, *Larix* nach JUEL 1900b, *Taxodium* nach COKER 1903b, *Pinus* und *Thuja* nach J. F. LEWIS 1908). Und von den Angiospermen werden gerade die „phylogenetisch alten" Magnoliaceen (ANDREWS 1901) in diesem Zusammenhang genannt. Aber darum dürfen wir wohl doch nicht zuviel Gewicht auf solche Erscheinungen legen, da wir lesen, daß es auch gelegentlich sonst vorkommt und daß für die Teilungen der Mikro- und Makrosporen einer und derselben Art größere Verschiedenheiten in bezug auf den Grad der Chromosomen-Alveolisierung vor-

[1]) Wo er doch da zu sein scheint, wie das neuerdings ELKINS (1914) für *Smilax* und HEATLEY (1916) für *Trillium* angeben, handelt es sich nur um besonders dichte Lagerung der Einzelchromosomen.

[2]) Ja bei dieser Gattung pflegt nicht einmal eine Kernmembran mehr ausgebildet zu werden.

handen sind (so *Lilium* nach STRASBURGER 1897b, Rubiaceen nach LLOYD 1902).

BOLLES LEE (1913) schlägt auf Grund eigenen Studiums der Teilungen bei *Paris* vor, die Interkinese mit dem Wort „Spirophase“ zu bezeichnen, da bei der teilweisen Alveolisierung verschiedene spiralige Strukturen auftreten (vgl. a. oben Fig. 218). Unter „Prospirophase“ versteht er das Stadium, in dem sich die alveolisierten Chromosomen der Telophase noch ganz klar in ihren Umrissen zeigen, unter „Mesospirophase“ den eigentlichen „Ruhekern“ zwischen beiden Teilungen. (Le tout faisant à ce moment l'impression d'une vessie remplie de grains vaguement alignés et réunis par des fils“.) Endlich in der „Telospirophase“, welche bereits nach der homöotypen Prophase über-



Fig. 279. *Lilium speciosum.* Homöotype Teilung in den Pollen-Mutterzellen. a Äquatorialplatte polwärts gesehen; b frühe, c spätere Anaphase. (Nach GRÉGOIRE.)

leitet, finden sich infolge beginnender Verdichtung schon wieder fädige Strukturen mit nur alveolisierter Mitte ein. Außerdem meinte er auch zwei Reihen seitlicher Alveolen zu sehen, die in den Telophasen der homöotypen Teilung für die Tochterchromosomen centrale Alveolen bedeuteten. Sowohl die Nomenklatur wie die Verallgemeinerung der letztgenannten Beobachtungen möchte ich indes ablehnen. Nucleolen finden sich in interkinetischen Kernen relativ selten ein. Sie werden z. B. angegeben für *Galtonia*, *Iris*, *Allium* (MIYAKE 1905a) wie für *Burmannia* (SCHOCH 1920).

Damit wären wir zu der homöotypen Teilung gekommen. Sie verläuft im allgemeinen wie eine typische, insbesondere gleicht auch die Form der Chromosomen entweder ganz denen der gewöhnlichen somatischen Teilungen, oder sie nimmt wenigstens eine intermediäre Stellung zwischen denen der heterotypen und der typischen ein. Seltener gleichen sie denen der ersteren ganz. Das Charakteristicum haben wir ja bereits vorweggenommen, nämlich die frühe Längsspaltung der Chromosomen. Wenn ältere Autoren eine Spaltung dennoch beschrieben, wie SARGANT (1896b, 1897) für *Lilium Martagon*, DIXON (1895c, 1901) für *Lilium longiflorum*, J. H. SCHAFFNER (1901) für *Erythronium*,

A. Ernst (1902) für *Paris* und *Trillium*, so handelt es sich da gewiß nur um den wieder deutlicher werdenden alten Längsspalt, der vorübergehend verwischt war (vgl. das Résumé bei Gregoire 1905, S. 243; s. a. Fig. 279).

Die Spindel der zweiten Teilung wird meist wie die der ersten multipolar angelegt, um erst später bipolar zu werden. Intranucleärer Ursprung kommt wohl etwas häufiger als bei der heterotypen Mitose vor. Davon aber, daß die Spindelfasern von der ersten Teilung her noch persistieren können und ohne weiteres von der zweiten „übernommen" werden, wie das z. B. Stomps (1910) für *Spinacia* ausführte, kann allgemeiner nicht die Rede sein.

Mehr als Curiosum mag erwähnt sein, daß das erste Beispiel für das Pflanzenreich, in dem die Tochterkerne sich zunächst aus einzelnen



Fig. 280. *Pallavicinia Lyellii.* a heterotype Teilung. Metaphase. b—c Telophasen der homöotypen Teilung; in c Auftreten der jungen Plasmaplatten im Phragmoplasten. (Nach A. C. Moore.)

„Karyomeriten", d. h. vakuolisierten Sonderchromosomen, aufbauen, die erst sekundär miteinander verschmelzen, von einer homöotypen Teilung stammt (vgl. oben S. 332). Grégoire und Wygaerts (1903b) beschrieben diesen Vorgang nämlich für die Dyadenkerne bei *Trillium cernuum.*

Zum Schluß sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß für einige Lebermoose angegeben wurde, die beiden Reifungsteilungen würden in einen einzigen Teilungsschritt zusammengezogen und es entständen sofort die Tetradenkerne. Farmer (1894, S. 47) beschrieb das für *Pallavicinia*, während er für andere Hepaticae angab (1894 für *Aneura*, 1895a für *Fossombronia* und *Pellia*; s. auch 1901), daß zwar anfangs auch hier quadripolare Spindeln vorhanden seien, diese aber dann zwei aufeinander folgenden bipolaren Spindeln Platz machten.

Davis (1901) und H. B. Humphrey (1906) für *Fossombronia* wiesen indes auf unkorrekte Einzelheiten selbst für diesen zweiten Typus hin und A. C. Moore (1903, 1905) zeigte für *Pallavicinia* (Fig. 280), daß der erste von Farmer beschriebene Typus sich überhaupt niemals einfindet. Farmer antwortete (1904, 1906) zwar noch polemisch, aber er ging dabei eigentlich auf den Kernpunkt der Sache

gar nicht ein, sondern er suchte nur seine — ziemlich nebensächlichen — Angaben über die anfängliche Vierpoligkeit der Reduktionsspindel zu retten. Wenn er sagt (1904, S. 64): „I do not myself at all regard the quadrupling of the chromosomes and their simultaneous distribution as the point of central interest", so ist das Geschmackssache. Wir müssen aber mit MOORE gestehen, daß es für uns das Wichtigste bei FARMERS Beschreibungen war. Und wir konstatieren somit, daß dieser Modus der Simultanverteilung der Chromosomen auf vier Kerne, der sogar schon in die Lehrbücher übergegangen war (HAECKER 1912, S. 91), gar nicht existiert. Auch CAMPBELLS (1913) neue Ausführungen für *Calycularia* und *Pallavicinia*, sowie dessen Deutungsversuche für *Treubia* (1916) scheinen uns die alten Irrtümer nicht neu zu beleben.

---

7. Unregelmäßige Mitosen und Amitose.

Inhalt: Beeinflussung der Mitosen durch Außenfaktoren und Entstehung von abnorm verlaufenden Mitosen infolge Lähmung des Stoffwechsels. Temperatureinflüsse und die Bedeutung narkotischer Stoffe dafür. Sonstige Mittel, unregelmäßige Kernteilungen zu erzielen. Inneneinflüsse. Bedeutung der Hybridität. Anomalien bei den Reifeteilungen von Bastarden. Abnorme Teilungen bei scheinbar „guten Species". Unvollständige oder fehlende Chromosomenbindung. Übergänge zwischen Mitose und Amitose. Echte Amitosen. Verwechselung von Amitosen mit Kernfusionen oder polymorphen Kernen.

Es wird nicht verwundern, daß der komplizierte Ablauf der mitotischen Teilungen gestört werden kann, wenn die Außenfaktoren in einem dafür ungünstigen Sinne geändert werden. Freilich sahen wir ja, daß innerhalb weiter Grenzen eine Alteration noch nicht stattzufinden braucht und beispielsweise selbst starke Centrifugalkräfte sie noch nicht beeinflußten (s. oben S. 347). Stärker wirken zuweilen schon Verwundungen ein, insofern dadurch die Inhaltsbestandteile unregelmäßig verlagert und die Zellvakuolen vergrößert werden. Denn es sind dabei die Chromosomen zu unregelmäßiger Verteilung gezwungen, „woraus unregelmäßig geformte Kerne resultieren, auch können deren mehr entstehen als zwei" (NĚMEC 1910a, S. 224). Ja selbst eine „Degeneration der Spindelfasern" kann damit verbunden sein, was sofort von einem ganz unregelmäßigen Ablauf der Kernteilung begleitet ist. Ganz das Gleiche erhalten wir planmäßig, wenn wir zu Mitteln greifen, die eine Lähmung des gesamten plasmatischen Inhalts hervorrufen und damit das Milieu direkt beeinflussen, in dem die Chromosomensonderung und -Bewegung zu erfolgen hat. Alle Beobachter aus älteren wie neueren Zeiten sind sich darüber einig, daß, wenigstens für unser Auge, die sichtbaren Störungen der Mitose durch „abnormes" Verhalten des Cytoplasmas bedingt sind. Und CORRENS (1901, (S. 87)) konnte daraufhin schon vor langem die Ansicht aussprechen, daß hier extranucleär ein „besonderer Apparat" vorhanden sein müsse, der die „richtige Anordnung der Chromosomen und ihrer Einzelteile" vornehme.

In extremen Temperaturen wie bei Behandlung mit narkotischen Mitteln (Benzol, Chloral, Äther, Chloroform) treten nun Spindelfasern nicht oder nur unvollkommen auf. Nur bei sehr schwachen Ätherdosen scheint unter Umständen die Spindelfigur im Gegenteil etwas verstärkt sein zu können (KARPOFF 1904 für *Vicia Faba*). Natürlich kann die

Lähmung bei der Narkose auch den Stoffwechsel innerhalb des Kerns selbst treffen, aber im allgemeinen scheint die Bildung der Chromosomen noch leicht zu gelingen.

Hottes (cit. bei Strasburger 1900a) und Schrammen (1902) zeigten schon, daß in der Kälte die „kinoplasmatische Substanz", d. h. die Spindelfasern vermindert werden und diese infolgedessen niemals scharf differenziert erscheinen. Umgekehrt vermögen bei abnorm hohen Temperaturen zwar „übernormal" ausgebildete Spindelfasern da zu sein, aber die Schnelligkeit der Chromosomenwanderung ist auch hier verringert, eine „Lähmung" somit doch vorhanden. So können manche Chromosomen in der Äquatorialebene zurückgeblieben und die beiden Tochterkerne durch einen feinen Chromatinstrang verbunden sein, wenn bereits die neuen Kernmembranen ausgebildet sind. Dadurch kommen sonderbare „Hantelfiguren" zustande. Ganz ähnliches hatte Haecker (1900) an ätherisierten Cyclops-Eiern gesehen und dafür den Begriff der „Pseudoamitose" geschaffen. D. h. es sah während gewisser Stadien so aus, als wenn die für die Mitose charakteristische Sonderung in Chromosomen ganz ausgeblieben und dafür nur eine Einschnürung des Kerns in der Äquatorialebene vorgenommen wäre. Die Tatsache, daß allein bereits in Teilung begriffene Nuclei sich so verhielten, niemals ruhende Kerne infolge der Ätherwirkung sich derart teilten, erlaubte leicht zu zeigen, daß eine wirkliche Amitose, also eine nach dem Remakschen Schema (vgl. oben S. 233) verlaufende Kernteilung nicht vorhanden war.

So sind wohl auch die bei Kälte wie bei Behandlung mit Chininsulfat und Lithiumchlorid erzielten „Amitosen" aufzufassen, die Sabline (1903) beschrieb. Vielleicht lassen einige Bilder auch auf stattgehabte Kernfusionen schließen. Ebenso dürfen wir vielleicht hier die „Amitosen" subsumieren, die Cavara (1905) in den Blättern von *Scilla bifolia* sah, welche unter einer Schneedecke gewesen waren (s. a. oben S. 24). Von späteren Autoren nenne ich noch Georgevitsch (1910b), der über Temperaturwirkungen auf die Wurzeln von *Galtonia* gearbeitet hat und im wesentlichen die älteren Angaben bestätigte (vgl. auch die Angaben Sakamuras 1920, S. 144 über den Einfluß der Kälte)[1].

Němec (1902a)[2] und Blazek (1902) zeigten dann, daß man durch Einwirkung von Benzoldämpfen eine unregelmäßige Wanderung der Chromosomen aus dem Äquator, ja die Rekonstruktion eines einzigen anstatt zweier Tochterkerne erreichen könne, der dann ring- oder hufeisenförmig, zuweilen auch wie bei Haecker hantel- oder sanduhrförmig sein kann. Und Němec (1904a, 1910a, S. 11—96, S. 176—223) fand in der Folgezeit in dem seitdem oft verwendeten Chloral ein vorzügliches Mittel, abnorme Mitosen zu erzielen. Wir hörten ja oben schon, daß dabei zunächst die Wandbildung unterdrückt werden kann (s. S. 213). Außerdem interessiert uns jetzt der abnorme Transport der Chromosomen und die zuweilen realisierte Möglichkeit, an Stelle zweier Kerne einen „syndiploiden" (Strasburger 1907b) zu

[1]) Die „Amitosen", welche Prillieux (1880) in erhitzten Böden erhielt, sollen uns noch weiter unten beschäftigen.

[2]) Siehe auch die kurzen Angaben von Němec (1899) über die Bedeutung des Chloroforms.

erhalten[1]). Bei der Frage nach der Bedeutung der Chromosomenzahl (s. Kap. 9b) wird es für uns von Wichtigkeit sein, über ein Mittel zu verfügen, die Chromosomenzahl zu erhöhen. Ferner aber beobachtete NĚMEC ein Phänomen, das wir bei der Karyomeren-Bildung (s. S. 332) bereits kennen lernten, daß nämlich einzelne Chromosomen, die den Anschluß an die übrigen verpaßt haben, sich zu Sonderkernen ausbilden können. Eine vorzeitige Neigung zur Vakuolisierung findet sich ja überhaupt bei der Narkotisierung ein. Es entstehen mithin Zwergkerne mit nur wenigen Chromosomen, die neben den großen liegen.

STRASBURGER (1907b, S. 495) bestätigte im wesentlichen die Angaben von NĚMEC, und auch KEMP (1910) gab bei der gleichen Methodik alle nur möglichen Formen von Unregelmäßigkeiten an. Dauernd multipolare Spindeln ließen die Chromosomen sich auf mehr als zwei Tochterkerne verteilen, zum mindesten konnten „tripolare" Mitosen so bis zum Ende durchgeführt werden. Oft lagen auch die Chromosomen zerstreut durch die ganze Zelle oder blieben z. T. im Äquator zurück. Auch konnte an Stelle eines großen Kerns „a number of small round feebly staining bodies, each with one or more minute nucleoli" vorhanden sein.

LUNDEGÅRDH (1914a, S. 176) spricht gleichfalls davon, daß durch Chloralisieren in erster Linie die Wirksamkeit des Cytoplasmas gehemmt sei und die „Polplasmen, Spindeln und Phragmoplasten" degenerierten. Von besonderem Interesse sind wieder die „einpoligen" Mitosen (siehe auch M. BOVERI 1902), die auf mangelnde „dicentrische" Anordnung des Cytoplasmas zurückzuführen sind und durch welche die Tochterchromosomen in einem „Monaster" bleiben. So entwickelt sich schließlich anstatt der zwei Tochterkerne nur ein einziger.

Endlich hat in seiner eingehenden Studie auch SAKAMURA (1920, vgl. schon S. 368) sich mit den Wirkungen narkotischer Stoffe auf die Mitosen höherer Pflanzen beschäftigt. Er bestätigt die angegebenen Anomalien und das Fehlen von eigentlichen Amitosen.

Alle Autoren sind sich darüber einig, daß die sporogenen Zellen besonders empfindlich gegen derlei Eingriffe sind. Hier ist die Isolierung einzelner Chromosomen und die Bildung von Zwergkernen überaus deutlich und auch die Auflösung einzelner Chromosomen im Cytoplasma öfters beobachtet worden. Das eigenartigste ist jedoch wohl die zuerst von WÓYCICKI (1906) entdeckte und dann von NĚMEC (1910a) bestätigte Tendenz, daß einzelne Chromosomen sich nahe aneinander lagern und damit den Anschein einer nochmaligen Chromosomenreduktion erwecken. Und von prinzipieller Wichtigkeit sind NĚMECs Funde (S. 201), daß bei Chloroformierung der Pollen-Mutterzellen anstatt der allotypen Teilungen auch typische auftreten können, derart, daß trotz des Beginns der heterotypen Prophase eine Umwandlung der Teilungsfigur in eine somatische stattfindet. Das ist wohl dadurch möglich, daß die „zweite Längsspaltung" bereits in der ersten Teilung nicht nur angelegt, sondern auch durchgeführt wird. Ja diese Trennung konnte schon vor der Metakinese stattfinden, „so daß dann in der Spindel eine sehr große Chromosomenzahl in einer unregelmäßigen Verteilung erscheint".

[1]) Über die sogenannten „somatischen" Reduktionsteilungen siehe oben S. 367.

Von niederen Pflanzen ist wieder *Spirogyra* als Versuchsobjekt öfter behandelt worden. GERASSIMOFF (z. B. 1904a b) und VAN WISSELINGH (1903) führten aus, daß auch hier durch niedere Temperaturen wie durch Narkotisierung neben „Pseudoamitosen" eine Bildung von Zwergkernen erreicht werden kann. Einmal sah ersterer (1904b, S. 57) sogar an Stelle von zwei Tochterkernen „10 kleine rundliche Kerne von einem Diameter von 7,5 μ bis 9,5 μ". Da die betreffende Spezies 12—14 Chromosomen hatte, würden auf jeden Kern $\frac{2\,(12-14)}{10}$, d. h. 2—3 Chromosomen kommen.

Wir wiesen bereits in anderem Zusammenhang (s. oben S. 368) darauf hin, daß die sonst undeutliche Abgrenzung der „Chromomeren"

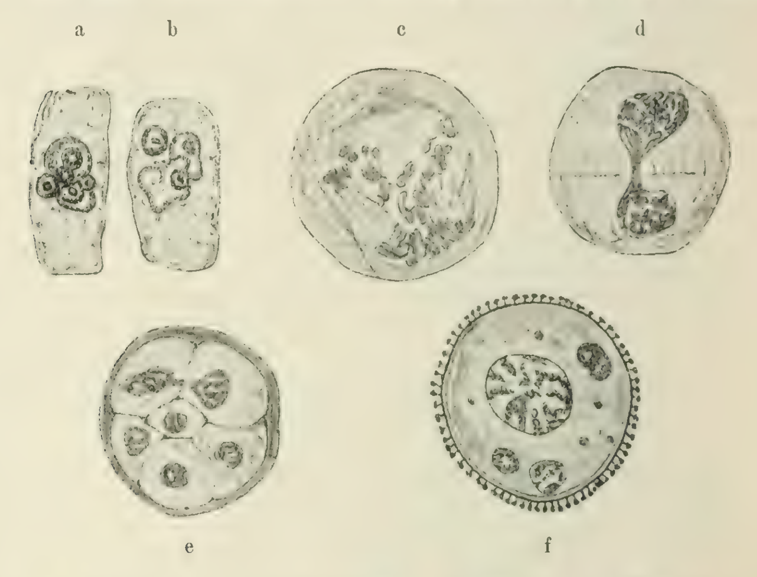


Fig. 281. a *Vicia Faba*. b *Pisum sativum*. „Kernzerfall" in Wurzelzellen infolge Bestrahlung durch Radiumstrahlen. c—f *Lilium Martagon*. Abnorme Kernteilungsbilder in Pollen-Mutterzellen infolge gleicher Bestrahlung. Man achte besonders auf den Chromosomenzerfall und die Zwergkernbildung. Vergr. 680. (Nach KÖRNICKE.)

innerhalb eines Chromosoms durch Temperaturerhöhung (LUNDEGÅRDH 1914a) wie durch Narkotisierung (SAKAMURA 1915, 1916, 1920) gefördert werden kann. Vor allem aber besitzen wir in der Bestrahlung mit Röntgen- oder Radiumstrahlen ein vorzügliches Mittel, einen Zerfall der Chromosomen in Einzelchromomeren hervorzurufen.

Unter bestimmten Bedingungen wenigstens glückte das KÖRNICKE (1905) in vegetativen Zellen (Fig. 281a b) wie an Blütenknospen von *Lilium Martagon*. Trotzdem waren die „Zwergchromosomen" (Chromomeren) normal längsgespalten und wurden in Spindeln einbezogen. Ihre Wanderung zu den beiden Polen (c d) wie die Rekonstruktion der Kerne war freilich sehr unregelmäßig. Insbesondere fanden sich oft viele wenig-chromosomige Zwergkerne ein (e f). Wurde die Bestrahlung übrigens erst kurz vor der Diakinese vorgenommen, zeigten sich die Chromosomen in normaler Zahl und Größe und

waren nur etwas mehr nach der Mitte der Kernhöhle zusammengedrängt. Auch hatten die Spindeln abnormes Aussehen.

Gerade diese Bestrahlungsversuche bewiesen KÖRNICKE evident, um wie viel empfindlicher gegen äußere Agentien die allotypen Mitosen im Vergleich zu den typischen sind. Bei diesen war es sogar öfters zweifelhaft, ob nicht z. B. die Verzögerung der Chromosomenwanderung zu den Polen und andere Abnormitäten erst im Anschluß an ein verzögertes Wachstum der betreffenden Organe überhaupt erreicht wurde. Darum lassen sich bei entsprechender Methode aber doch auch die somatischen Mitosen beeinflussen. Wenigstens erreichte das GAGER (1908), welcher die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Kernteilungen in den Wurzeln von *Allium* untersuchte. Er vermochte hier bei bestimmter Versuchsanordnung (S. 232) „practical all of the mitotic figures, in whatever phase" zu stören resp. in irgend einer Form abnorm zu gestalten. Unregelmäßige Wanderung der Chromosomen- und Zwergkernbildung fielen zunächst auf. „Again there would be a lagging behind of some chromosomes near the equator of the spindle or at various points between the daughter-nuclei. In some cells the chromosomes were displaced to one side of the spindle, while in others they were distributed with the greatest irregularity all along the spindle fibers from pole to pole. Instances were numerous, where one or more abnormally elongate chromatin masses would extend entirely accross the spindle, connecting the two daughter nuclei." Ebenso konnte sich die Spindel in zwei „independent and parallel portions" zerlegen.

Ob auch ein Zerfall in die Chromomeren eintrat, war deshalb schwer zu entscheiden, weil das bei *Allium Cepa* schon normal bisweilen bis zu gewissem Grade erreicht ist. Wenigstens berichten hier die Autoren übereinstimmend von größeren Schwankungen der Chromosomenzahl über die Normalmenge hinaus. Einige Bilder scheinen mir darauf hinzudeuten, daß das bei Radiumbestrahlung im verstärktem Maße erfolgte (s. z. B. Fig. 14, 15, 18 auf Tafel 5 seiner Arbeit).

Von sonstigen Einwirkungen bestimmter Außenfaktoren auf die Mitose seien noch die Erfahrungen von NĚMEC (1899a, 1910a, S. 267—270) und SAKAMURA (1920, S. 100) über die Plasmolyse und die von LUNDEGÅRDH (1914a) über mechanische Behinderung durch Eingipsen hervorgehoben. Erstere beiden bemerkten einen weitgehenden Einfluß auf die Vakuolisation der Chromosomen und ihr Zusammenfließen (NĚMEC) „zu unregelmäßigen Gebilden . . ., welche in ihrer Struktur schließlich den vakuolisierten ruhenden Kernen gleichen können". Dann wieder war ein Verschwinden der Spindelfasern zu merken, und nur selten wurden noch an ihrer Stelle „einzelne dicke, dichtere Plasmastränge" angetroffen. Dafür lagen nucleolenähnliche Körperchen in „feingranuliertem" Cytoplasma. Auch Rekonstruktion des Kerns durch Monaster wurde von SAKAMURA beobachtet. Bei der Hemmung durch Eingipsen endlich wird in erster Linie die Chromosomenform beeinflußt (vgl. Kap. 9c), eine Erscheinung, die wir schon bei den Narkoseversuchen hätten erwähnen können. Abweichungen in der Verteilung der Chromosomen kamen kaum vor.

So wäre denn nur noch die Einwirkung von einigen Zellgiften zu erwähnen, die STOCKBERGER (1910) prüfte. Wurzeln von *Vicia Faba* ließ er in Lösungen von Kupfersulfat, Phenol und Strychnin wachsen.

Wie bei den Erfahrungen mit narkotisierenden Stoffen war die Hauptbeeinflussung an dem Cytoplasma sichtbar und die Spindelbildung war gestört. Ferner fanden sich auch multipolare Spindeln mit Auseinanderweichen der Chromosomen nach drei Richtungen ein. Wirklich abnorme Mitosen oder gar Amitosen wurden nie gesehen. Von Interesse ist es schließlich, daß selbst „destilliertes Wasser" (vielleicht infolge „oligodynamischer Giftwirkungen"?) in ähnlicher Weise schädigend wirken konnte.

Doch auch „spontan" können wir unregelmäßige Mitosen in somatischen Zellen gelegentlich wahrnehmen, wie bei dem von GUIGNARD (1885a), STRASBURGER (1908b) usw. beschriebenen Fall (vgl. Kap. 9a; hier die genaue Literatur) im Embryosack der Liliaceen, in dem wir „doppelte" oder gar mehrfache Längsspaltung der Chromosomen in einem und demselben Teilungsschritte sehen, oder in dem von Miß STEIL (1919) beschriebenen Beispiel für *Dryopteris hirtipes*. Hier erfahren in den Sporen-„Großmutterzellen" die Chromosomen zwar eine normale Längsspaltung, aber die Spindelbildung ist unnormal, und wir erhalten Rekonstruktion eines anstatt zweier Tochterkerne durch „Monasterbildung". Wir hörten ja, daß wir ähnliche Verdopplung der Chromosomenzahl auch durch bestimmte äußere Agentien erreichen konnten.



Fig. 282. *Syringa chinensis*. Pollen-Mutterzellen in Teilung. a völlig abnorm entwickelte heterotype „Spindel" mit gänzlich unregelmäßiger Chromosomen-Verteilung in der Zelle. b Bildung einer größeren Zahl von überzähligen Kernen. Vergr. 1350. (Nach JUEL.)

Damit sind wir nun bereits zu den „Inneneinflüssen" gelangt, die naturgemäß in ihrer Wirkung auf die Mitosen schwer zu präzisieren sind. Seit alter Zeit berühmt sind die abnormen Mitosen, die man gerade bei Bastarden vorfindet und hier wieder in weitaus erster Linie bei der Bildung von Fortpflanzungszellen. Wir wissen, lange bevor man ein karyologisches Studium aufnahm, daß hier häufig Sterilität vorhanden ist, und wir werden die physiologische Deutung dieses Phänomens erst weiter unten (Kap. 9d) vorzunehmen haben. Zunächst interessiert uns, daß häufig gerade die allotypen Mitosen Bilder aufweisen, die ganz die gleichen Erscheinungen wiederholen, welche wir z. B. bei narkotisierten Organen vorfanden.

Schon vor karyologischer Durchforschung der Fälle sahen einige Forscher (WICHURA 1865 bei *Salix*-Bastarden, WILLE 1886 bei Hybridverdächtigen wie bei einigen „guten Arten"), daß an Stelle der vier Tetradenkerne, die aus dem Nucleus einer Pollen-Mutterzelle hervorgehen, eine größere Anzahl entstehen können. JUEL (1900b) studierte dann den Verlauf der Reifungsteilungen bei den Pollen-Mutterzellen von *Syringa chinensis* (= *S. rothomagensis*), die auch ich (TISCHLER 1908) eingehend verfolgte. Beide sahen wir, daß oft die Spindelbildung sehr verkümmert, ja ganz unterdrückt sein kann, und daß dadurch die Chromosomen-Verteilung eine völlig irreguläre wird (Fig. 282a). Auch zurück-

bleibende Chromosomen bei etwas normalerer Spindelfigur, Ausbildung von Sonderkernen (Fig. 282b), womöglich aus einem Chromosom hervorgegangen, Pseudoamitosen (Fig. 283a c) fanden sich häufig vor. Aber während solches bei JUELs Material die Regel war, entwickelten sich in meinem die Kernteilungen in verhältnismäßig hohem Prozentsatz normal (Fig. 283b). Das ergibt uns die prinzipiell wichtige Tatsache, daß eine Notwendigkeit der Verknüpfung von bestimmter genotypischer Zusammensetzung des Bastard-Individuums mit abnormen Mitosen der Reifungsperiode nicht besteht. Trotzdem waren in meinem wie in JUELs Falle sämtliche Pollenkörner steril. Diese Sterilität kann also allein durch die unregelmäßigen Kernteilungen nicht erklärt werden [1]).

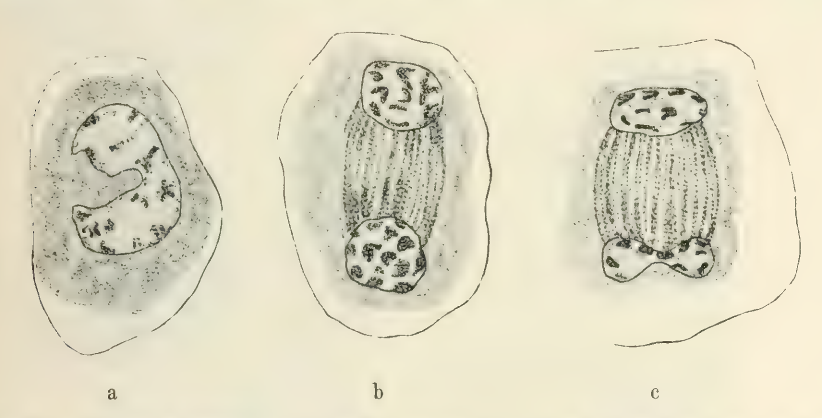


Fig. 283. *Syringa chinensis.* Pollen-Mutterzellen in Teilung. a scheinbare „Amitose". b normaler Verlauf der heterotypen Mitose. c Dyadenkern in „Durchschnürung". Vergr. 1720. (Nach TISCHLER.)

Von anderen Bastarden, bei denen derartige starke Veränderungen der allotypen und immer in erster Linie der heterotypen Mitosen vor sich gehen, nenne ich zunächst *Drosera rotundifolia* × *longifolia* (ROSENBERG 1903b, 1904a, 1909d) [2]), die *Gossypium*-Hybriden (CANNON 1903a, BALLS 1905) (vgl. weiter unten), *Ribes Gordonianum* [3]) (TISCHLER 1906a, Fig. 284), *Bryonia alba* × *dioica* (TISCHLER 1906b, Fig. 285), *Fuchsia*-Rassen (BEER 1907, MAC AVOY 1912 und TÄCKHOLM 1915, vgl. auch schon WIMMEL 1850 und WILLE 1886), ferner zahlreiche *Musa*-Rassen (TISCHLER 1910 [4]), D'ANGREMOND 1912, 1914), *Triticum vulgare* × *Secale cereale* (NAKAO 1911, JESENKO 1913) und *Citrus*-Rassen (OSAWA 1912). Speziell die Bananen-Rassen erwiesen sich wegen der

[1]) Ganz ähnlich scheint sich *Syringa persica* zu verhalten, die früher als gute Art angesehen, jetzt mit LEMOINE (1900) besser als Hybride betrachtet wird (vgl. TISCHLER 1903b, 1908, 1910, S. 626).

[2]) Einmal sah ROSENBERG selbst erst bei der Bildung des Embryosacks, also nach Ablauf der Tetradenteilung, an Stelle der Kerne des Eiapparats und der Polkerne eine große Menge von Zwergkernen.

[3]) Ein erneutes Studium zeigte mir (TISCHLER 1921), daß die unregelmäßigen Teilungen hier doch weit häufiger sind, als ich das 1906 geglaubt hatte.

[4]) S. Zt. hielt ich diese freilich noch nicht für Hybride. H. WINKLER (1911) wies in einer Besprechung meiner Arbeit zuerst auf ihren Bastardcharakter hin, und ich schließe mich seinen Argumenten jetzt völlig an.

hohen Zahl der Enkelkerne (bis zu 10) als besonders interessant[1]) (Fig. 286). Und es zeigte sich auch im allgemeinen, daß mit der Erhöhung der Chromosomenzahl in den Einzelrassen die Zahl der Sondernuclei zunahm. Demgegenüber degenerierten z. B. meist die überzähligen Chromosomen bei dem genannten *Bryonia*-Bastard, so daß hier trotz der Abnormitäten die Zahl der Kerne und Zellen die gewohnte sein konnte.

Alle derartigen irregulären Mitosen sind nun, gleichwie bei *Syringa*, durch allerlei Übergänge mit scheinbar normalen verknüpft. Und wir haben zudem selbst Beispiele, wo trotz völliger oder nahezu völliger Sterilität doch alle Mitosen selbst noch ganz normal zu verlaufen pflegen



Fig. 284. *Ribes Gordonianum*. Pollen-Mutterzelle. Homöotype Spindeln; neben regulären auch anormale. Man achte besonders auf die „Doppelspindel“ in der obersten Zelle. (Nach TISCHLER.)

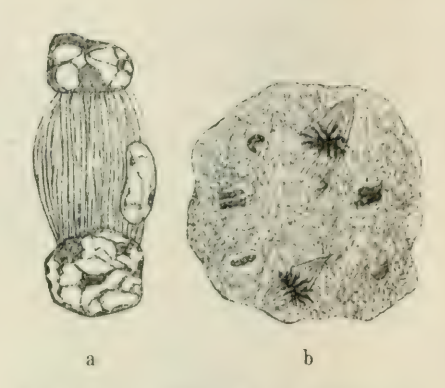


Fig. 285. *Bryonia alba* × *dioica*. Unregelmäßigkeiten bei den allotypen Teilungen der Pollen-Mutterzellen. a überzähliger „Dyadenkern“, innerhalb der Spindelfigur gelagert. b homöotype Spindeln, daneben Sonderchromosomen in Teilung. Vergr. 1600. (Nach TISCHLER.)

und die Störungen in der Weiterentwicklung erst nach Ablauf der Tetradenteilung auftreten. Meist sehen wir als erstes Anzeichen dafür ein ungenügendes Wachstum des Cytoplasmas. Dahin gehört z. B. der von mir (TISCHLER 1908) untersuchte CORRENSsche Bastard *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*, bei dem nur die Synapsis nicht ganz normal aussah. Dahin gehören auch die sterilen *Vitis*-Hybriden, welche DORSEY (1914) studierte, bei denen die Degenerationsprozesse erst nach der Teilung des jungen Pollenkerns in einen generativen und einen vegetativen Nucleus einsetzten und das als gute Art betrachtete *Solanum muriatum* (NANNETTI 1912). Solche Fälle mahnen uns zur Vorsicht, nicht ohne weiteres Sterilität und Chromosomenabstoßung miteinander verknüpft sein zu lassen, wie das z. B. HAECKER (1904a, S. 296) und andere theoretisch gefordert hatten (vgl. TISCHLER 1908, S. 120ff.). Sie gehören also nach der Terminologie von POLL (1920, S. 413, hier die ältere Literatur) zu den „tokonothen“, d. h.

[1]) WICHURA (1865) sah bei einigen *Salix*-Hybriden gar 16—20 „Tetraden“zellen. Ein eingehendes karyologisches Studium wäre gewiß sehr lohnend.

zu denen mit „gelegentlicher persönlicher“ Unfruchtbarkeit, nicht zu den „steironothen“, d. h. zu denen mit „zwangsläufiger ausnahmsloser und unbedingter Fortpflanzungsunfähigkeit“ [1]).

Natürlich führen solche Tokonothen durch zahlreiche Zwischenstufen zu anderen über, bei denen die Sterilität zwar unter gewissen Außenbedingungen, die man noch als „normale“ charakterisieren kann,

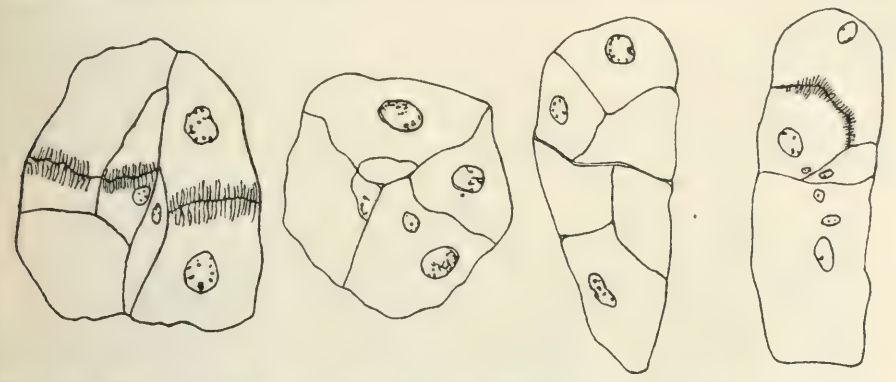


Fig. 286. *Musa sapientium var. Kladi.* Pollen-„Tetraden“ aus Antheren-Längsschnitten mit überzähligen Kernen und Zellen. Vergr. 470. (Nach TISCHLER.)

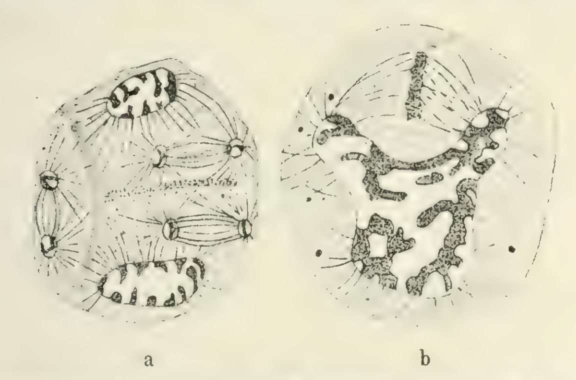


Fig. 287. *Hemerocallis fulva.* Pollen-Mutterzellen gegen das Ende der homöotypen Teilungen. a neben zwei großen Tetradenkernen sind noch Sonderkerne sichtbar, zwischen denen die Phragmoplasten erhalten geblieben sind. b Eigentümliche Rekonstruktion eines Tochterkerns mit zwei starken Vorsprüngen, die zwischen sich eine Verbindungsspindel mit Zellplattenanlage erzeugt haben. a Vergr. 750; b Vergr. 1200. (Nach JUEL.)

allgemein auftritt, unter anderen aber schon nicht mehr. Instruktiv war mir hier z. B. der Bastard *Berberis Darwinii* × *empetrifolia* (= *B. stenophylla*) (TISCHLER 1903b, S. 419, 1906a, S. 560). Pollen- und Embryosackentwicklung waren morphologisch betrachtet hier stets normal. Für abnorme Außenbedingungen, durch welche Sterilität bei Bastarden induziert wird, vgl. man z. B. meine Abhandlung über *Potentilla* (TISCHLER 1908, S. 81).

[1]) Die Ausdrücke werden zuerst in der Publikation von POLL und TIEFENSEE (1907) angewendet.

Nach den morphologischen Bildern wie nach sonstigen Erwägungen können wir eine ganze Anzahl von Pflanzen als „hybridverdächtig" bezeichnen. Zu ihnen wollen wir uns jetzt wenden. In erster Linie sei da der oft untersuchten *Hemerocallis fulva* gedacht, für die schon TANGL (1882) große Unregelmäßigkeiten in den Teilungen der Pollen-Mutterzellen aufdeckte. Er hat in der Deutung im einzelnen wohl noch manche Fehler gemacht, so irrtümlicher Weise angenommen, daß die überzähligen Sonderkerne durch einen dritten Teilungsschritt entstehen. STRASBURGER (1882b), BIOURGE (1892)[1], JUEL (1897) und FULLMER (1899) klärten dann die Besonderheiten in den beiden meiotischen Teilungen auf. Es ergab sich im großen und ganzen eine völlige Übereinstimmung mit dem, was wir für die Bastarde hörten. Insbesondere

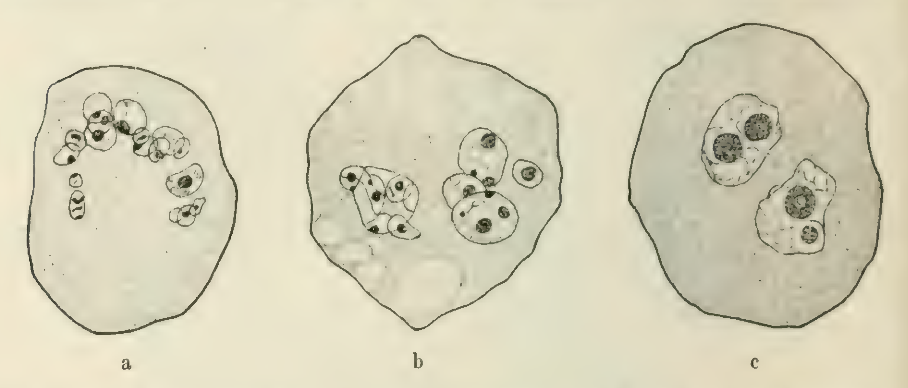


Fig. 288. *Hemerocallis fulva.* Junge Pollenkörner. a Kern mit 16 Karyomeren. b Beginn der Verschmelzungen der Kleinkerne, die Zahl der früheren läßt sich ungefähr aus der der Nucleolen erkennen. c Zweikerniges Pollenkorn, vor Abgrenzung der generativen Zelle. (Nach SCHÜRHOFF.)

ist die Fähigkeit versprengter Chromosomen bemerkenswert, eigene kleine Spindeln auszubilden und sich darin zu teilen. In Fig. 287 haben wir zwei schöne Bilder, aus denen die Absonderlichkeiten, die am Ende der allotypen Teilungen vorhanden sein können, klar zu ersehen sind. Doch dürften sich die einzelnen Rassen resp. Individuen ähnlich wie bei *Syringa chinensis* verschieden verhalten. FULLMER (1899) fand wenigstens an seinem, offenbar in Ohio gesammelten, Material weit weniger Unregelmäßigkeiten als die europäischen Forscher an ihren Pflanzen. Von Interesse ist aber, daß, wie SCHÜRHOFF (1913) sah, später eine weitgehende Wiedervereinigung der vielen Sonderkerne stattfinden kann (s. Fig. 288a—c).

Ähnlich wie *Hemerocallis fulva* können wir, namentlich im Hinblick auf das Buch von A. ERNST (1918), wohl auch die von DE LARY DE LATOUR (1908) studierte *Agave attenuata* als hybridverdächtig betrachten, die sich karyologisch wie *Hemerocallis* verhielt. Und wenn wir rein die cytologischen Verhältnisse während der Pollen- und Embryosack-Entwicklung als Kriterium für den Bastardcharakter heranziehen, so kämen

[1]) Die Angabe dieses Autors, daß selbst kernlose Teilstücke sich hierbei absondern sollten, war falsch.

noch eine ganze Anzahl sonstiger untersuchter Arten oder wohl besser Rassen in Betracht.

Ganz ähnliche Störungen haben z. B. die von OSAWA (1913b) studierte *Daphne odora*, die von WINGE (1917) untersuchte *Callitriche verna* oder *Curcuma colorata* nach PALM (1920). Ferner fand EKSTRAND (1918) ein Individuum von *Plantago maior* auf, die wir doch gewiß als gute Species betrachten würden, bei dem die Chromosomen sich während der Diakinese nicht paarten und schließlich bis zu 12 „Tetradenkerne" vorhanden waren.

In der Tat hat diese ganze Gedankenrichtung, die sich auf A. ERNSTS Buch aufbaut, viel Bestechendes, und wir werden gleich scheinbar „gute Arten" kennen lernen, die wir doch auf Grund der Chromosomenverhältnisse für hybrid werden erklären müssen. Aber m. E. gehört dazu noch nicht allein die Tatsache, daß die Pollen- und Embryosackentwicklung so gestört ist wie bei wirklichen Bastarden.

Wir haben nämlich sicherlich manche Species, die an einem bestimmten Standort durchaus optimal wachsen und bei denen die Tetradenteilungen selbst noch ganz normal verlaufen, aber der Pollen später doch zum sehr großen Teil degeneriert, „mischkörnig" wird, wie die Floristen sagen. Ein sehr schönes Beispiel dafür lernte ich in *Cassia bacillaris* kennen, die ich s. Zt. in Buitenzorg auf Java lebend untersuchte und dort auch in Flemming fixierte. Hier wird nämlich der Pollen erst relativ spät „steril". Eine, ich möchte sagen „phylogenetische" Tendenz zum Sterilwerden findet sich aber innerhalb der Gattung auch sonst mit ihrer verschiedenen Ausprägung von „Beköstigungspollen" (TISCHLER 1917b). Ein Bastardeinfluß erscheint mir hier ganz ausgeschlossen. Und so möchte ich denn bis auf weiteres auch solche Fälle rubrizieren wie die von Frl. LYON (1898), die für *Euphorbia corollata* gelegentliche Abnormitäten fand, oder die von A. ERNST (1902, S. 17) für *Paris quadrifolium*, von FARMER und SHOVE (1905) für *Tradescantia virginica*, von TISCHLER (1908) für *Syringa vulgaris*, von LAGERBERG (1909, S. 49) für *Adoxa moschatellina*, von WEFELSCHEID (1911) für *Bryonia dioica*, von TAHARA (1915a) für *Chrysanthemum frutescens*, von HANCE (1915) für *Zebrina pendula* sowie von C. H. FARR (1918) für *Magnolia tripetala* beschriebenen.

Auch sei noch an die älteren Angaben von W. HOFMEISTER (1848, 1861, S. 636) betr. überzähliger Tetraden bei *Passiflora* und (1861) *Larix europaea* erinnert. Und aus der oben bereits erwähnten Publikation von WILLE (1886) können wir ersehen, daß z. B. bei *Cornus sanguinea*, *Ficaria ranunculoides*, *Elatine hexandra* und *Lonicera coerulea* die Vierkernzahl in den „Tetraden" überschritten werden kann.

Wir müssen schließlich auch im Auge behalten, daß innerhalb einer guten fertilen Species plötzlich Rassen entstehen, die steril sind (vgl. auch Kap. 9d). Diese könnten wir doch in keinem Falle mit solchen Arten vergleichen, bei denen die Chromosomen ursprünglich von ganz verschieden zusammengesetzten Eltern herstammen. So beschrieb GREGORY (1905) eine sterile Rasse von *Lathyrus odoratus*, bei der sich nur die Pollen-Mutterzellen abnorm teilten und fast alle Bilder auffinden ließen, die wir oben für Bastarde nannten (versprengte

Chromosomen, Pseudoamitosen, gestörte Spindelbildung usw.)[1]. So schildert ganz ähnlich WHITE (1913) für einige Antheren gewisse Abnormitäten in einer fasciierten Rasse von *Nicotiana Tabacum* und daneben in anderen völlige Fruchtbarkeit.

Es handelt sich doch da jedenfalls um Sekundärwirkungen einer Stoffwechseltätigkeit, die es nicht mehr erlaubt, alle Organe normal zu entwickeln. Und das kann natürlich auch bei sonst fruchtbaren Hybriden der Fall sein. Wir hören z. B. bei CANNON (1903a), daß ein *Gossypium*-Bastard (*G. Barbadense* × *herbaceum*) für gewöhnlich ganz normale Mitosen durchmacht, aber daß in allem Material, das spät im Jahr fixiert wurde, sich genau solche Unregelmäßigkeiten zeigten wie bei total sterilen Hybriden. Das gleiche sah BEER (cit. bei FARMER und DIGBY 1910) bei *Oenothera biennis*.

Wir werden also sicherlich recht vorsichtig werden müssen, wenn wir die morphologisch beobachtete Sterilität physiologisch deuten wollen. Das Gemeinsame bei der Auslösung unregelmäßiger Kernteilung während der Entwicklung des Pollens oder der Embryosäcke ist der gestörte, gelähmte Stoffwechsel. Bastardnatur ist aber nur einer der Faktoren, die solches auszulösen vermögen. Darüber sind wir uns ja eigentlich schon von unseren Experimenten her im klaren, die in einer Veränderung der Außenfaktoren bestanden. Klare Unterschiede, wie Hybridität, wie ungünstiges „Milieu", wie gar „Mutation" im einzelnen Falle mitspielen, werden sich nicht immer geben lassen. (Für letzteren Faktorenkomplex vergleiche man noch TISCHLER 1908, S. 136ff., BARTLETT 1916b, S. 516).

Von einer wirklichen „Unverträglichkeit" der in einem Individuum vereinigten Chromosomensätze werden wir nur da sprechen dürfen, wo begründete Anzeichen vorliegen, daß prinzipiell die Chromosomenbindung in oder vor der Synapsis unterbleiben muß, weil die beiden elterlichen Sätze (MONTGOMERY 1901a, b, vgl. oben S. 358) zu „verschieden" sind. JUEL (1900b) erwog solches bereits bei seinem *Syringa*-Bastard (s. S. 430), wenn er an Stelle einer Spindel „Doppelspindeln" bemerkte, die auf eine Art „Entmischung" der väterlichen und mütterlichen Chromosomen hindeuteten. METCALF (1902) meinte durchweg ähnliches für eine *Gladiolus*-Hybride festzustellen. Aber die Angabe erscheint mir ganz in der Luft schwebend, da er CANNON (1903a, S. 150) in einem Briefe versicherte, die betreffenden Pflanzen seien nicht einmal steril gewesen. Wenn CANNON dazu bemerkt, in jeder Spindel könnten beiderlei Chromosomen gewesen sein, so wird damit der JUELsche Grundgedanke aufgegeben. „Doppelspindeln" sind eben auch sonst zu sehen, aber nicht durchweg bei einem bestimmten Individuum, so von CANNON (1903a) bei seinem *Gossypium*-Bastard oder von uns (TISCHLER 1906a, s. oben Fig. 284) für *Ribes Gordonianum*.

Wirkliche Fälle, in denen nicht alle Chromosomen der beiden elterlichen Gruppen gegenseitig gebunden werden können, liegen natürlich da vor, wo die Chromosomenzahlen der beiden Eltern verschieden sind. Ein hierher gehöriges Beispiel beschrieb als erster ROSENBERG (1903b, 1904a, 1906a, 1909d) für den Bastard *Drosera rotundifolia* × *longifolia*.

[1]) Bei einem Teil der „Unregelmäßigkeiten", nämlich dem Übertritt von Kernteilen in die Nachbarzellen (s. a. GATES u. REES 1921) handelt es sich allerdings wohl nur um ein durch die Fixierung erfolgtes Kunstprodukt (vgl. oben S. 177).

Erstere Species hat 10, letztere 20 haploide Chromosomen. Im Kinde können sich somit nur 10 ♀ und 10 ♂ vereinigen, 10 aber bleiben überzählig (Fig. 289). Und während nun die normal gebundenen sich annähernd gleichmäßig auf die Dyaden- und später auf die Tetradenkerne verteilen, gelangen die überzähligen „univalent" gebliebenen willkürlich in die Nuclei. Zum Teil bleiben sie auch ganz im Cytoplasma zurück und degenerieren hier. So müssen die Kerne schließlich ungleiche Chromosomenzahlen führen. Das ergibt sich aus der folgenden Tabelle von ROSENBERG:

Zahl der Chrom.	11	12	13	14	15	16	17	18
„ „ Kerne	1	3	7	3	4	6	1	1



Fig. 289. *Drosera rotundifolia* × *longifolia*. Heterotype Spindeln in Metaphase. Die zehn „bivalenten" und zehn „univalenten" Chromosomen deutlich zu sehen. a in einem Schnitt, b in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. (Nach ROSENBERG.)

Am meisten fanden sich Kerne mit 13 und 16 Chromosomen ein, also ein Chromosom zum mindesten wurde außerhalb gelassen.

Wären die Geschlechtszellen mit diesen ungleichen Chromosomenzahlen fertil, hätte man damit die Möglichkeit, Individuen mit typisch verschiedenen Chromosomensätzen zu erzeugen. Bei *Drosera* haben wir leider Sterilität. Günstig für experimentelles Arbeiten sind aber Gattungen aus anderen Familien, so gleich von den Compositen[1]).

[1]) Ganz nach dem *Drosera*-Schema teilen sich auch die Pollen-Mutterzellen von *Chrysanthemum „Shasta Daisy"* (TAHARA 1921, S. 19 ff.). Wir haben hier ca. 45 bivalente und 40 univalente Chromosomen. Und von letzterer Gruppe gehen ungefähr 20 zu jedem Pole, so daß die Pollenkörner ziemlich gleich groß werden. Verf. gibt leider nicht an, ob die Hybride steril ist. Wahrscheinlich ist das der Fall, sonst wäre bei ihrer allgemeinen Verbreitung schon irgend etwas über Aufspaltung in der nächsten Generation bekannt geworden.

Bei *Hieracium excellens* (1907a, S. 152ff., 1917, S. 149) zählte ROSENBERG 42 diploide Chromosomen. Von diesen können sich aber nur 18 miteinander paaren, so daß sechs überzählig bleiben (Fig. 290). Daraus dürfen wir wohl schließen, daß die genannte Art durch Bastardisierung zustande gekommen ist und die Eltern hier 18 und 24 Chromosomen besaßen. Mit aller Bestimmtheit sah der Autor hier, daß die sechs univalent bleibenden schon in der ersten anstatt in der zweiten Teilung ihre völlige Trennung in Tochterchromosomen durchzuführen vermochten. Sonst verlief die Mitose im großen und ganzen regelmäßig. Nur konnten einige der ungepaarten Chromosomen wieder eliminiert bleiben und Zwergkerne bilden.

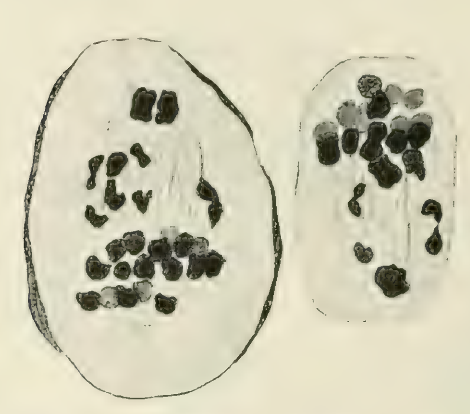


Fig. 290. *Hieracium excellens.* Pollen-Mutterzelle. Heterotypische Anaphase (in zwei Schnitten). Die 6 univalenten Chromosomen in der Spindel zurückgeblieben, während je 18 der vorher gegenseitig gebundenen Chromosomen an die Pole gelangt sind. (Nach ROSENBERG.)



Fig. 291. *Hieracium excellens* × *aurantiacum.* Pollen-Mutterzelle. Heterotype Anaphase mit fünf ungepaart gebliebenen Chromosomen im Äquator. (Nach ROSENBERG.)

Auch der Bastard zwischen *Hieracium auricula* (mit 9 Chromosomen) und *Hieracium aurantiacum* (mit 18 Chromosomen) folgt dem „*Drosera*-Schema"; es wurde also stets nur ein Teil der Chromosomen des „hyperploiden" Elters gebunden.

Aber das sind nicht die einzigen Unregelmäßigkeiten der Chromosomenbindung. Wir haben vielmehr in derselben Gattung gleich eine Menge Fälle, in denen durchaus nicht alle „homologen" Chromosomen eine „morphologische Affinität" zueinander zeigen. Die Bindung erfolgt hier entweder gar nicht oder doch nur sehr locker. So muß sich die heterotype Mitose der typischen nähern. Das kommt schon bei Individuen vor, die die Systematiker für reine Arten halten. ROSENBERG fand z. B. bei *Hieracium aurantiacum*, daß 36 somatische Chromosomen vorhanden sind, aber sie bildeten nicht 18 Gemini, sondern weniger. Der Autor glaubt, daß wahrscheinlich eine Art von Paarung in den ersten Prophase-Stadien stattgefunden habe, aber diese soll noch vor der Diakinese zurückgehen. Jedenfalls werden die Chromosomen z. T. schon ungepaart in die Spindel einbezogen. Und Unregelmäßigkeiten

in der Verteilung auf Dyaden- und Tetradenkerne sind die Regel. Rosenberg zählte Kerne von 14, 15, 17, 18, 19, 22 Chromosomen.

Hieracium Pilosella in den von dem schwedischen Forscher untersuchten Individuen besaß gleichfalls die diploide Zahl von 36 Chromosomen. Hier traten bei der heterotypen Teilung der Pollen-Mutterzellen im allgemeinen 18 Gemini auf, bei denen der Embryosack-Mutterzellen dagegen fanden sich stets auch ungepaarte Chromosomen ein. Es ist von theoretischem Interesse, daß für beide Geschlechter die Affinität verschieden stark ausgebildet sein kann. Gründe dafür vermögen wir keine anzugeben.



Fig. 292. *Polypodium Schneideri.* a unregelmäßig geformte heterotype Spindel, fast quadripolar aussehend (nur drei Pole in der Zeichnung). b Pseudoamitotische Rekonstruktion der Tochterkerne. Vergr. 2250. (Nach Farmer und Digby.)

Ferner hatten die Bastarde zwischen *Hieracium Pilosella* und *aurantiacum* mehr Chromosomen, als nach der Kombination 18 + 18 zu erwarten gewesen wäre. Und bei *H. excellens* × *aurantiacum* (siehe z. B. Fig. 291) verhielten sich die einzelnen Individuen sehr verschieden. Neben solchen, bei denen alle ungepaarten *excellens* entfernt waren, sah Rosenberg auch Fälle, in denen diese nicht nur nicht vorkamen, sondern sich sogar noch untereinander zu Paaren zusammengeschlossen hatten. Das würde auf „homologe“ unter ihnen schließen lassen, die durch Zufall einmal in einen Kern zusammengekommen sind.

Sowohl diese unerwarteten Chromosomenbindungen wie die vorhin erwähnten Chromosomenabstoßungen zeigen uns, wie relativ das „Sättigungsbedürfnis“ der morphologischen Affinitäten bei den Chromosomen

ist, und lehren uns eindringlich, daß es sich wohl nur um recht entfernte Ähnlichkeiten mit den Valenzen der Atome handelt, von denen wir Namen und Bild geborgt haben. Wir werden uns weiter unten noch einmal mit der interessanten Gattung *Hieracium* zu beschäftigen haben. Jetzt sei im Anschluß an die letztbesprochenen Fälle erst

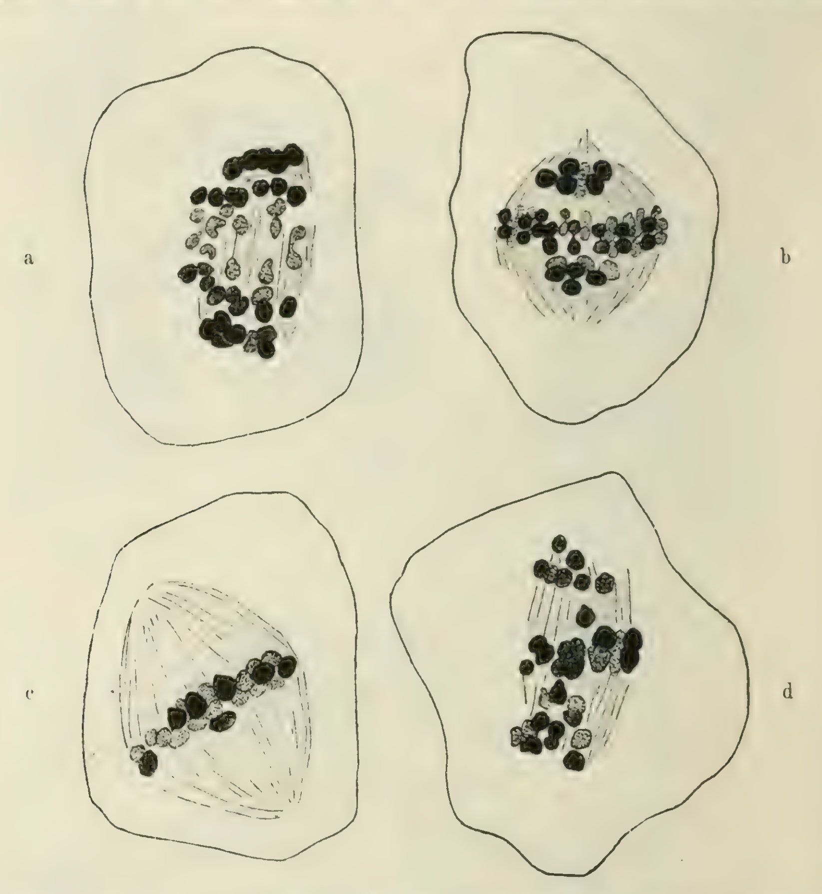


Fig. 293. a ***Rosa sicula***. Beginnende Metaphase der heterotypen Spindel. 7 bivalente Chromosomen in der Äquatorialregion, 21 univalente unregelmäßig zerstreut. b ***Rosa Jebei***. Uni- und bivalente Chromosomen gleichmäßig in die Äquatorialplatte eingeordnet. c ***Rosa contracta***. Die Partner der 7 bivalenten Chromosomen gehen zu den Polen, die univalenten noch ruhend in der Äquatorialplatte. d ***Rosa Grenieri***. Die Partner der 7 bivalenten Chromosomen an den Polen, die längsgespaltenen univalenten in früher Anaphase. (Nach TÄCKHOLM.)

daran erinnert, daß schon vor ROSENBERGs Arbeit einige Beispiele bekannt waren, bei denen in den Prophasen der heterotypen Teilung die gegenseitige Chromosomenbindung sehr locker ist. FARMER und DIGBY (1910) beschrieben das z. B. bei einem Farnhybriden, nämlich bei *Polypodium Schneideri* (= *Polypodium aureum* × *P. vulgare elegantissimum*). Hier wurde stets eine wechselnde Zahl von bivalenten und univalenten Chromosomen zusammen gesehen, und die Gesamtzahl

variierte infolgedessen von 95—125[1]). Die Unregelmäßigkeiten, die hier im Verlauf der weiteren Teilungen auftraten, waren ähnlich den von uns oben geschilderten (S. 430 ff.). Die Spindelbildung war in erster Linie wieder mangelhaft, und „Pseudoamitosen" sonderbarer Form fanden sich vor (Fig. 292). Eine genaue Analyse im Sinne der ROSENBERG schen Zählungen steht indes noch aus.

Nach HOLMGREN (1919, S. 15) darf auch *Erigeron macranthus* in diese Gruppe gerechnet werden. Von den hier vorhandenen 13 Gemini paaren sich häufig nur 12 oder 11, und wir haben dann zwei oder vier freie Chromosomen, welche zufällig auf die beiden Pole verteilt werden. So werden die Tetradenkerne schließlich in ihrem Chromosomenbestande ungleich[2]).

Die allerinteressantesten Beispiele dafür verdanken wir einer neuerlichen Mitteilung von TÄCKHOLM (1920) betreffs der Gattung *Rosa*. Schon ROSENBERG (1909b) hatte hier für *R. canina persalicifolia* und *R. glauca Afzeliana* Unregelmäßigkeiten während der Reduktionsteilung beobachtet, aber TÄCKHOLM gab uns doch erst den genauen Schlüssel dafür und wies den Hybridcharakter der ganzen „*canina*-Gruppe"

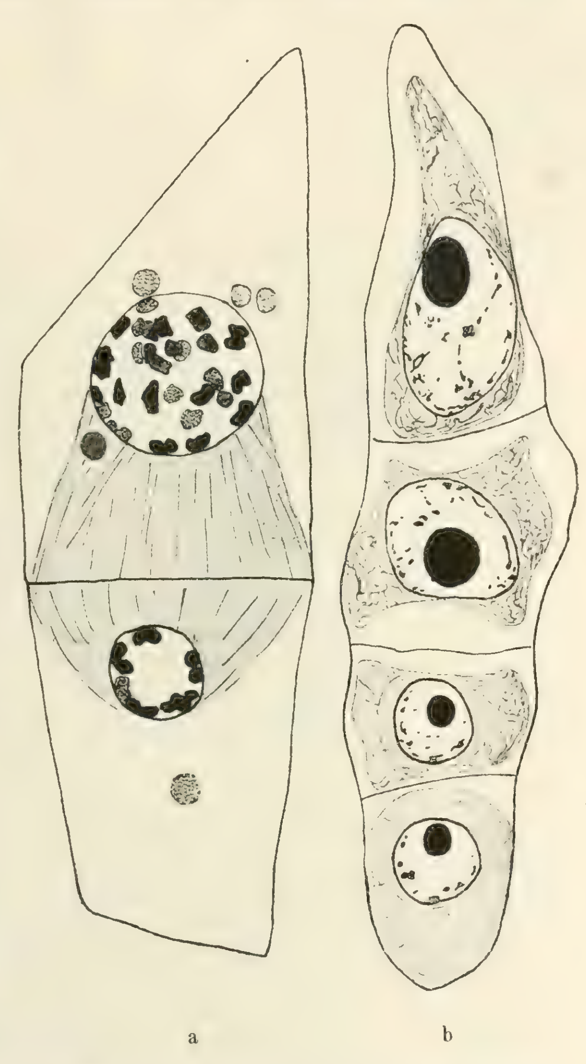


Fig. 294. *Rosa oblonga*. a Embryosack-Mutterzelle am Ende der heterotypen Teilung. Im mikropylaren Dyadenkern 28 Chromosomen (21 univalente und 7 Partner von bivalenten), im chalazalen nur 7 bivalente Partner. b *Rosa hirti-grossidens*. Embryosack-Tetrade. Die obersten beiden Zellen haben große Kerne (wohl mit 28 Chromosomen), die unteren nur kleine (wohl mit 7 Chromosomen). (Nach TÄCKHOLM.)

[1]) Vielleicht sind auch die Chromosomenlängsspaltungen ungleichzeitig, so daß dadurch die Variabilität noch größer erscheinen kann (vgl. Kap. 9a).

[2]) *Erigeron annuus* (TAHARA 1921, S. 29) zeigt derartiges nicht. Nur fielen hier leichte Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenverteilung auf. Es können so fünf oder mehr Tetradenkerne resultieren.

nach, den z. B. STRASBURGER (1910a, S. 430) noch geleugnet hatte. Nehmen wir mit dem schwedischen Forscher einen Bastard mit 7 bivalenten und 21 univalenten Chromosomen während der Diakinese der Pollen-Mutterzellen, d. h. ein Individuum, dessen Eltern 7 und 28 Chromosomen besessen hatten. Wir haben hier die folgenden Möglichkeiten, und zwar für die Metaphase: 1. Die bivalenten Chromosomen ordnen sich in einer Äquatorialplatte an, die univalenten werden unregelmäßig auf der Spindel verstreut (Fig. 293a). 2. Die bivalenten wie die univalenten werden gleichmäßig in die Äquatorialplatte einbezogen (b). Was die Anaphasen anlangt, so gehen entweder die Spalthälften der bivalenten zu den Polen, die univalenten bleiben in der Äquatorialplatte (c), oder die bivalenten haben bereits die Pole erreicht, während die univalenten erst die Polwanderung antreten (d).

Manche univalente Chromosomen kommen nicht rechtzeitig an den Polen an und bilden sich vorher zu kleineren Kernen um. Auch in der homöotypen Teilung setzt sich diese Ausmerzung der univalenten Chromosomen fort, so daß schließlich in jedem Tetradenkern nur sieben Chromosomen sich zusammenfinden. Trotzdem kann der Pollen z. T. noch auskeimen und dürfte imstande sein, die Befruchtung zu vollziehen. Die andern von TÄCKHOLM aufgefundenen Bastard-Kombinationen (7 dipl. + 7 hapl.; 7 dipl. + 14 hapl.; 7 dipl. + 28 hapl.; 14 dipl. + 7 hapl.; 14 dipl. + 14 hapl.) verhalten sich im Prinzip gleich.

Dagegen entwickeln sich die Teilungen der Embryosack-Mutterzellen ganz anders als die für den Pollen. Die bivalenten Teile gehen zwar auch hier ganz regelmäßig zu ihren Polen, aber die univalenten wandern alle ungeteilt in einen einzigen Dyadenkern. Bei einer Kombination von 7 + 28 (Fig. 294a) würde also ein Kern 28 (= 7 + 21) und der andere nur 7 erhalten. In der homöotypen Teilung bleibt die Verteilung die gleiche, so daß die Gesamttetrade (Fig. 294b) aus zwei großen und zwei kleinen Nuclei besteht. Die Eizelle, die sich hier aus einer der Zellen mit größeren Kernen entwickelt, dürfte befruchtungsfähig sein. Und so kann es vorkommen, daß ♀ und ♂ Geschlechtszellen von einem und demselben Individuum sich in ihren Chromosomenzahlen sehr stark unterscheiden. Das muß natürlich Individuen mit „anorthoploiden“ (H. WINKLER 1916) Zahlen ergeben (s. Kap. 9b).

Diese *Rosa*-Hybriden wie die vorher besprochenen aus der Familie der Compositen werden unter Umständen interessante Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Außenmerkmalen erbringen (vgl. Kap. 9), und in die gleiche Richtung zielen auch die Bastarde, welche vor kurzem KIHARA (1919a, 1921a) für *Triticum*-Arten beschrieb[1]). Die Mutter hatte hier 14, der Vater 21 Chromosomen besessen. Die Reduktionsteilung erfolgte wieder nach dem *Drosera*-Schema; die un-

[1]) Das von BALLY (1912, 1919a) beschriebene Beispiel für einen *Triticum*-Bastard, dessen Eltern verschiedene Chromosomen besaßen, muß aus unseren Diskussionen leider ausscheiden, da die Chromosomenzählungen, aus denen der Verfasser seine Folgerungen zog, unrichtige sind (vgl. Kap. 9a). Sicher dürfte indes sein, daß neben bivalenten eine Anzahl ungepaarter Chromosomen vorhanden ist. Im übrigen beschreibt BALLY die uns schon von anderen bekannten Unregelmäßigkeiten bei der heterotypen Teilung: abnorme Spindelfigur, Zurückbleiben einzelner Chromosomen, Sonderkernbildung (vgl. auch dazu die Kritik der von BALLY dafür gegebenen Deutungen bei HAASE-BESSELL 1921, S. 21).

gepaarten Chromosomen konnten sich gleichfalls schon in der ersten Teilung längsspalten.

In der F_2- und F_3-Generation waren die Chromosomenzahlen bei den Einzelindividuen natürlich sehr wechselnd. Aber die Reifeteilungen verliefen im Prinzip gleich denen der ersten Generation. Die univalenten Chromosomen zerstreuten sich also außerhalb der Kernplatte und die Längsspaltung der univalenten wurde in ihren Konsequenzen bereits in der heterotypen Mitose vorweggenommen. Dabei war der Zeitpunkt der Spaltung ein wechselnder.

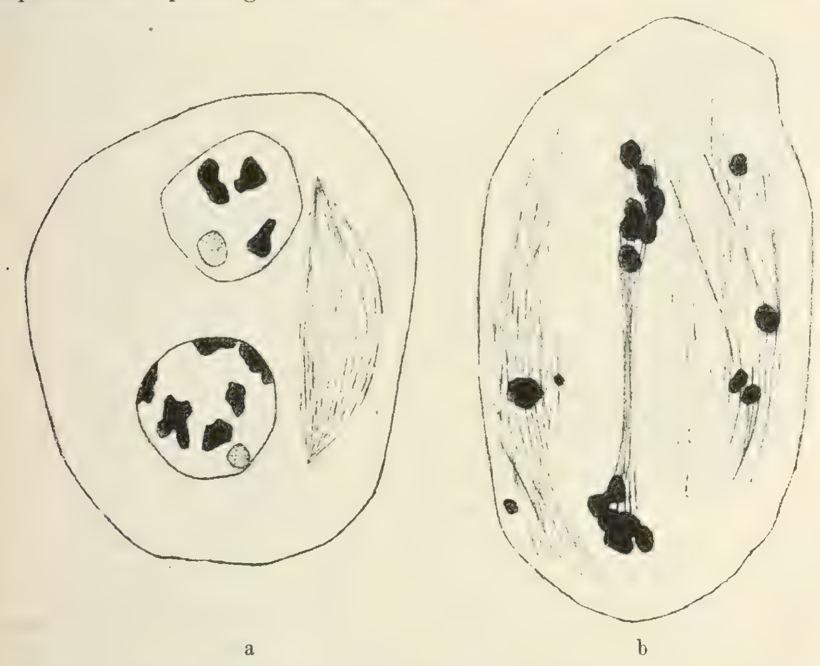


Fig. 295. *Oenothera Lamarckiana var. rubrinervis.* Heterotype Spindeln der Pollen-Mutterzellen. a eigentümliche Persistenz eines Teiles der Spindel. b Erklärung dafür; es finden sich in den peripheren Fasern häufig versprengte Chromosomen, die nicht in die Dyadenkerne gelangen. Vergr. ca. 3000. (Nach GATES.)

Ferner läßt sich bei den Hybriden zwischen *Oenothera Lamarckiana* und ihrer „*gigas*"-Mutation zur Not der *Drosera*-Typ konstatieren, freilich mit einer Modifikation, wie wir ihn bei *Hieracium*, *Eupatorium* und *Polypodium* soeben kennen lernten. Es fehlt nämlich die feste Bindung zwischen allen einander „homologen" Chromosomen. Einer der ersten Untersucher (GATES 1908c, 1909b, 1911b) wollte die Bindung sogar ganz leugnen und nur eine mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung der $7 + 14 = 21$ Chromosomen auf die Tetradenkerne annehmen. Im Endeffekt läuft es ja auf das gleiche hinaus, ob während der Synapsis oder Diakinese eine paarweise Vereinigung vorhanden war oder nicht.

Alle *Oenothera*-Karyologen sind sich aber auch darin einig, daß ebenso in den Rassen, deren Eltern offenbar gleiche Chromosomenzahlen hatten (z. B. 7 und 14), solch „lose Bindung" etwas sehr

häufiges ist. Zahlreiche Unregelmäßigkeiten (vgl. Fig. 295—296) gehen damit Hand in Hand. So können entweder die Tetradenkerne unregelmäßige Chromosomenzahlen erhalten oder zum Schluß daneben „überzählige Kerne“ da sein. In der Figur 297 sehen wir z. B. deren zwei, jeden mit drei Chromosomen.

Wir werden diese Dinge weiter unten vom vererbungstheoretischen Standpunkt noch zu untersuchen haben. Im übrigen verweisen wir auf die Arbeiten von BEER (1905), GEERTS (1907, 1908, 1909, 1911), GATES (1907a, b, 1908c, 1909b, c, d, 1911a, b, 1915a) und DAVIS (1909, 1910, 1911). Nur eines sei bereits an dieser Stelle hervorgehoben. Das ist die Tatsache, daß der Grad der gegenseitigen

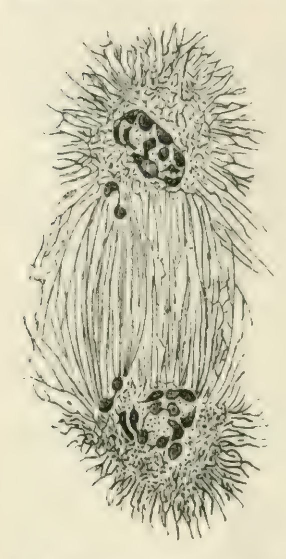


Fig. 296. *Oenothera Lamarckiana var. gigas.* Heterotype Spindel der Pollen-Mutterzelle; zwei Chromosomen sind nicht in die Tochterkerne einbezogen. Vergr. 2000. (Nach DAVIS.)

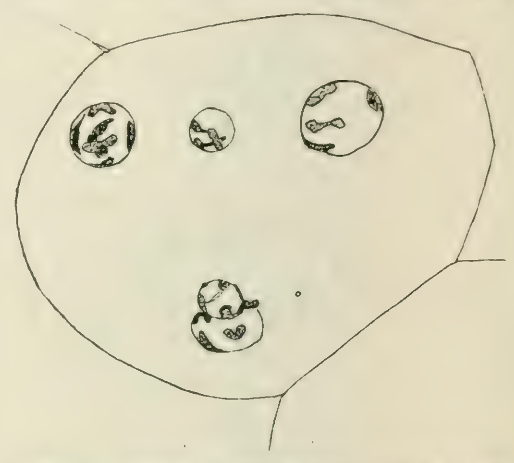


Fig. 297. *Oenothera Lamarckiana.* Pollen-Mutterzelle nach der homöotypen Teilung (Scheidewände nicht vorhanden). Neben den vier Tetradenkernen (von denen drei in der Zeichnung sind) haben wir zwei kleine Nuclei von je drei Chromosomen. Vergr. 2000. (Nach DAVIS.)

Chromosomenbindung beeinflußbar scheint (s. GATES 1913b, S. 147, 1915a, S. 178). Wenigstens scheinen die Blüten „in the height of flowering“ sich anders zu verhalten als vorher (s. bereits BEER bei FARMER und DIGBY 1910, S. 200 für *Oenothera biennis*, vgl. oben S. 436). Die Differenzen zwischen GATES und GEERTS sind vielleicht auf diesem Wege aus der Welt zu schaffen (s. a. dazu Miß LUTZ 1912, S. 404—405, 1917a, S. 97). Solche Beeinflußbarkeit durch Außenfaktoren wäre schon von sehr hoher theoretischer Bedeutung. Außerdem vermochte aber ganz neuerdings VAN OVEREEM (1921) zu zeigen, daß ein Unterschied zwischen Pollenkörnern und Embryosäcken besteht. Bei ersteren sind nur die Kombinationen mit 7 und 14 Chromosomen im allgemeinen lebensfähig, alle andern sterben frühzeitig ab, bei letzteren dagegen können alle Intermediärzahlen nicht nur auftreten, sondern auch die Grundlage guter Keimzellen bleiben, und das ist für die Vererbungslehre von recht großem Interesse.

Ein völliges und grundsätzliches Ausbleiben jeder Chromosomenbindung in den heterotypen Prophasen eines Bastards haben für zoologische Objekte z. B. H. FEDERLEY (1913, 1915a, b, 1916) bei Schmetterlingen und POLL (1920) bei Vögeln beschrieben. Das erste Beispiel für pflanzliche Hybriden gab Frau HAASE-BESSELL (1916) für die Pollenmutterzellen von *Digitalis lutea* × *purpurea*. Aber die Verfasserin sagt ausdrücklich (S. 305): „Eine reinliche Entmischung von väterlichem und mütterlichem Chromatin möchte ich dabei nicht annehmen, sondern nur eine Störung allgemeiner Art des uns ja unbekannten Mechanismus der Synapsis." Jedenfalls liegen „auf dem Höhepunkt der Diakinese . . . sämtliche Chromosomen unkonjugiert nebeneinander". Trotzdem ist die Mitose darum noch nicht eine rein somatische geworden, die Kernspindel z. B. bleibt weiter multipolar, „allerdings mit der Tendenz, zwei Pole zu bevorzugen". Eine einheitliche Äquatorialplatte wird nicht mehr gebildet, dazu verläuft die Chromosomenwanderung zu unregelmäßig. Einzelne Chromosomen bleiben wieder überhaupt außerhalb der Tochterkerne liegen. Das Resultat sind 2—8 Nuclei mit sehr verschiedenen Chromosomensätzen. Über die homöotype Mitose erfahren wir wenig.

In einer späteren Arbeit (1921) kommt die Autorin nochmals auf diese *Digitalis*-Bastarde zurück und betont wieder nachdrücklich, daß sie eine Repulsion der beiderlei verschiedenen Chromosomensätze ablehnen muß. Ferner zeigte sie, daß bei den Kreuzungen *Digitalis lutea* × *lanata* und *D. lanata* × *lutea* ein so strenger Ausschluß der Chromosomenpaarung in der Diakinese nicht stattfindet wie bei dem erstgenannten Bastard. Ab und zu liegen sie hier vielmehr so zusammen, „daß man sie als konjugierend ansprechen darf. Es ist keine bestimmte Anzahl von Paaren, sondern diese wechselt in weiten Grenzen". Auch Äquatorialplatten, die bei *D. lutea* × *purpurea* nie recht zur Entwicklung kamen, wurden gebildet. Freilich wurden in sie selten alle Chromosomen einbezogen. „Sie bilden dabei eine lockere Doppelreihe, wobei anzunehmen ist, daß wenigstens bei einer Anzahl von Chromosomen die Homologie zum Ausdruck kommt, sie also echte Paare bilden. Von den nicht in die Äquatorialplatte einbezogenen Chromosomen werden bei den zweipoligen Spindeln die meisten noch nachträglich den Tochterkernen angegliedert. Meistens ist aber diese Zweipoligkeit nicht mehr durchgeführt, es bilden sich dann in der bekannten Weise Nebenkerne von einigen oder einem Chromosom." Damit könnten wir dann an den oben geschilderten *Polypodium*-Bastard anschließen (S. 440).

Ganz außerordentlich sonderbar verhielt sich ein mit „E" bezeichnetes Individuum aus der Kreuzung *Digitalis lanata* × *lutea*. Hier zeigten sich 48 typische Diakinese-Paare, trotzdem allein *D. lutea* diese Chromosomenzahl aufwies und *D. lanata* deren nur 24 zählte. Außerdem waren noch einige versprengte Chromosomen zu finden. Frau HAASE-BESSELL deutet diese Bilder nach der Richtung, daß sie annimmt, es wären entgegen den soeben geschilderten Verhältnissen hier alle Chromosomen von *lanata* mit 24 von *lutea* paarweise zusammengetreten, hätten aber infolge „Überernährung" der Zelle eine vorzeitige Längsspaltung erfahren, wodurch ihre Zahl auf 48 erhöht wurde. Die 24 univalent bleibenden von *lutea* würden dann allmählich degenerieren. Die Bilder sind aber noch nicht ganz klar und vor allem noch nicht in genügender Menge untersucht.

Daß jedoch schon jetzt Frau HAASE-BESSELL im Rechte zu sein scheint, neben fast völligem Unterbleiben einer Paarung solche weitgegangene Konjugation in der Diakinese anzunehmen, dürften gewisse gleichfalls aus derselben Kreuzung stammende Pflanzen zeigen. Sie glichen ganz der Mutter *lanata* und besaßen in der Diakinese 24 Chromosomenpaare. Ab und zu waren einige überzählige Chromosomen vorhanden. Die Autorin meint, daß die Differenzen vielleicht von dem Alter der Geschlechtszellen abhingen oder von anderen sekundären Einflüssen und keineswegs mit prinzipieller Bindung oder Nichtbindung der Chromosomen zu erklären seien.

Ein ganz anderes Extrem als bei dem Bastard *Digitalis lutea* × *purpurea* war in dem von *D. lutea* × *micrantha* verkörpert.

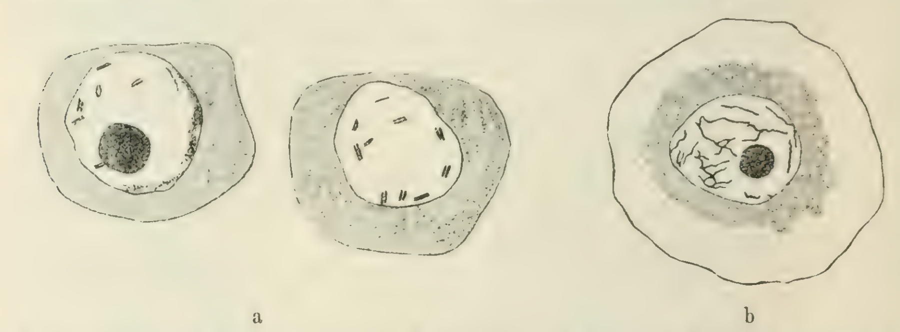


Fig. 298. *Syringa chinensis.* a Pollen-Mutterzelle (in 2 Schn.) in Diakinese. b desgl. in pseudo-„vegetativer" Prophase. Die Chromosomenbindung ist ausgeblieben. Man beachte die abweichende Chromosomenform. a Vergr. 1720. b Vergr. 1300. (Nach TISCHLER.)

War dort eine ungewöhnlich geringe Bindung der beiderlei Chromosomensätze, so hier eine ungewöhnlich große. Günstigstenfalls war der *Drosera*-Typus zu erwarten, da *D. lutea* 48 und *micrantha* 24 Chromosomen besitzt; das gäbe 24 bivalente und 24 univalente Chromosomen in der Diakinese. Aber auch diese letzten hatten sich nochmals zu 12 bivalenten zusammengeschlossen, so daß 36 Gemini vorhanden waren. Mit Recht sucht Frau HAASE-BESSELL für diese unerwartete „Homologie"-Erscheinung eine Erklärung darin, daß bereits bei *D. micrantha* wie den anderen 24-chromosomigen *Digitalis*-Arten zwei „Genome" (H. WINKLER 1920) nebeneinander lägen, also die ursprünglichen *Digitalis*-Species nur 12 Chromosomen gehabt hätten. Dann müßte natürlich *D. lutea* vier Genome nebeneinander haben.

Mag die Erklärung richtig sein oder nicht, wie außerordentlich relativ die Bindungen innerhalb der Einzelindividuen der *Digitalis*-Kreuzungen sind, noch weit mehr als bei *Oenothera* oder *Hieracium*, das ist aus diesen interessanten Forschungen so recht ersichtlich geworden.

Im Grunde haben wir schon vor Jahren solch Vegetativwerden von Pollen- oder Embryosack-Mutterzellen bei Bastarden beschrieben. JUEL (1900b) zeigte das z. B. für *Syringa chinensis* (vgl. auch oben S. 430) und ich (TISCHLER 1908) bildete es für die gleiche Species ab. Man vergleiche die Kerne in Fig. 298 und achte darauf, wie stark die Chromosomenform hier gewechselt hat[1]).

[1]) Siehe auch Anm. 1 S. 431.

Abgesehen von tatsächlichen Bastarden kennen wir eine ganze Anzahl von Fällen, in denen gleichfalls eine Reduktionsteilung in beiden oder in einem Geschlecht ausgeschaltet ist, eine Chromosomenbindung in der Diakinese somit unterbleibt und trotz Beginns einer heterotypen Prophase die Teilung bald zu einer somatischen wird. Das können wir schön bei einigen „parthenogenetischen" Pflanzen beobachten, die man früher weitab von Hybriden rückte. Wenn auch A. Ernst (1918) sich allgemein für die Bastardnatur dieser Arten einsetzt, ein exacter Beweis ist dafür nicht erbracht, und H. Winklers (1920) Ausführungen zeigen, daß man die Dinge auch anders deuten kann.

Selten scheinen sowohl Pollen- wie Embryosack-Mutterzellen die heterotype Teilung aufgegeben zu haben. Shibata und Miyake (1908)

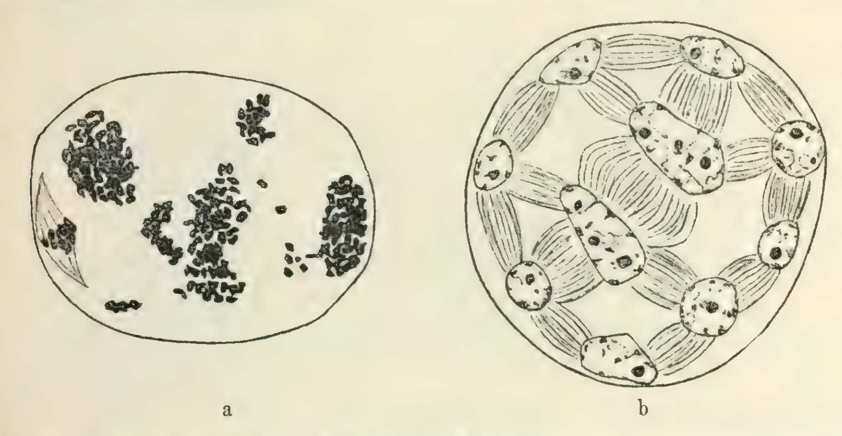


Fig. 299. *Eupatorium glandulosum.* Pollen-Mutterzellen nach den zweiten Teilungen. a durch Verschmelzung kleiner und großer Kernspindeln entstandenes Conglomerat. b häufiges Endprodukt der unregelmäßigen Teilungen. Man achte auf die „Verbindungsfasern" zwischen den vielen „Tetradenkernen". (Nach Holmgren.)

haben solches für die Saururacee *Houttuynia cordata* ausgeführt, Rosenberg (1912) beschrieb gleiches für *Chondrilla juncea* und Holmgren (1916, 1919) für *Eupatorium glandulosum.* Aber gerade bei letzterer Art ist es auffallend, daß manche Antheren noch völlig normalen Pollen entwickeln. Eine Synapsis scheint stets vorhanden zu sein, nur die diakinetische Bindung fehlt in den abnormen Fällen. Im übrigen sind die Charaktere der Reduktions- mit denen einer Äquationsteilung untermischt, vor allem scheint der Zeitpunkt der Chromosomenlängsspaltung sehr zu wechseln (s. a. Fig. 299). „Da außerdem die Wände, welche die Pollen-Mutterzellen trennen, sehr oft schwach entwickelt sind oder sogar fehlen, ergibt sich aus den beiden Kernteilungen ein Wirrwarr von kleinen und großen Kernen in einem gemeinsamen Plasmastrang, wobei es gewöhnlich nicht möglich ist, die Derivate einer jeden Pollen-Mutterzelle zu unterscheiden. . . . Es läßt sich auch nicht immer entscheiden, welcher Teilung (der ersten oder der zweiten) die in diesen Konglomeraten vorhandenen Spindeln angehören. Das Studium des Entwicklungsverlaufes wird außerdem auch durch andere Komplikationen erschwert, welche in der Form von Verschmelzungen zwischen Spindeln und Kernen dazu kommen." Und doch können bei denselben Individuen,

nur in besonderen peripheren Blüten, auch ganz andere Teilungsbilder sich zeigen, die einigermaßen an normale Reduktionsspindeln erinnern.

Die „halbheterotype“ Teilung, wie sie ROSENBERG (1917) nennt, beobachtete dieser Forscher sodann bei einigen Archhieracien. *Hieracium boreale* (Fig. 300) zeigt noch am ersten[1]) den Reduktionstypus, denn es werden immer wenigstens Ansätze zur diakinetischen Bindung gemacht. Und ähnlich verhält sich nach HOLMGREN (1919) auch *Erigeron „cfr. annuus“*[1]). Dagegen haben *Hieracium laevigatum* (Fig. 301) und *H. lacerum* kaum noch Anklänge an die Meiosis. Nur die Form der Chromosomen ist hier „diakineseähnlich“. Bei *Hieracium pseudoillyricum* (Fig. 302) ist dann eine reine somatische Teilung vorhanden. Doch verdient wieder die Tatsache Erwähnung (s. a. S. 439), daß



Fig. 300. *Hieracium boreale.* Pollen-Mutterzellen in „Diakinese“ mit nahezu ausgebliebener Paarung. Schnitte durch zwei Kerne. (Nach ROSENBERG.)

bei *Hieracium laevigatum* und *lacerum* in einigen Blüten, bei denen sich nicht alle Pollen-Mutterzellen auf einmal teilten, die zuletzt in Teilung tretenden zum Teil Geminibildungen hatten. Wieder also haben wir bei *Hieracium* die gleiche Relativität der Chromosomenbindung wie bei *Oenothera*, *Digitalis* usw. (s. S. 436ff.).

Zahlreiche sonstige Unregelmäßigkeiten da, wo noch eine „Tetradenteilung versucht wird“, wie bei *Hieracium boreale*, ergeben das uns nun schon geläufige Bild von überzähligen Nuclei (s. Fig. 303). Aber sonst ist auch die ganze homöotype Teilung bereits ausgeschaltet, sie ist wegen der Durchführung der Längsspaltung in der ersten Teilung „unnötig geworden“.

Und wir dürfen zusammenfassend sagen, daß auch sonst bei Apogamen heterotype und typische Mitosen bei manchen Individuen, womöglich dabei selbst ohne größere Unregelmäßigkeiten vorkommen[2]). OSAWA (1913a) hat das für *Taraxacum albidum* näher geschildert, und das läßt uns ja hoffen, auch selbst einmal experimentell den Modus der Teilung in die Hand zu bekommen.

[1]) Bei *Erigeron macranthus* fanden sich ja auch ungepaarte Chromosomen neben den Gemini ein, doch ist deren Zahl sehr beschränkt (vgl. S. 441).

[2]) Daß daneben solche „Pseudoamitosen“ vorhanden sein können, wie wir sie für Syringa, Polypodium usw. kennen lernten, berührt ja nicht die Fälle, in denen die Mitosen regelmäßig verliefen. Man erinnere sich auch an das Nebeneinanderhergehen von regulären und irregulären Teilungen bei den sterilen Bastarden (vgl. S. 431ff.).

Von besonderem Interesse sind fernerhin diejenigen Fälle, in denen nur bei den Embryosack-, nicht auch bei den Pollen-Mutterzellen die Reduktionsteilung ausgeschaltet ist. Eine Tendenz dazu hat D'ANGREMOND (1914) bei der als hybrid zu betrachtenden Bananenrasse „Gros Michel" gesehen, wenn er sagt, daß wenigstens gelegentlich die Chromosomen einfach längsgespalten und ohne zuvorige Diakinese auf die Tochterkerne verteilt werden können. Und für die gleiche Gattung beschrieb ich (TISCHLER 1912), daß das „Vegetativ-Werden" sich in einigen Rassen (z. B. der afrikanischen „Kipanyi") bis auf die Unterdrückung der weiblichen Blüten erstrecken kann. Ganz allgemein durchgeführt ist diese Differenzierung zwischen ♂ und ♀ Gametophyten wieder bei einer Anzahl von „Ooapogamen".

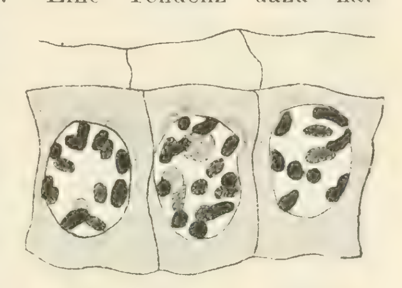


Fig. 301. *Hieracium laevigatum.* Pollen-Mutterzellen in „Diakinese"; Chromosomen ungepaart. (Nach ROSENBERG.)

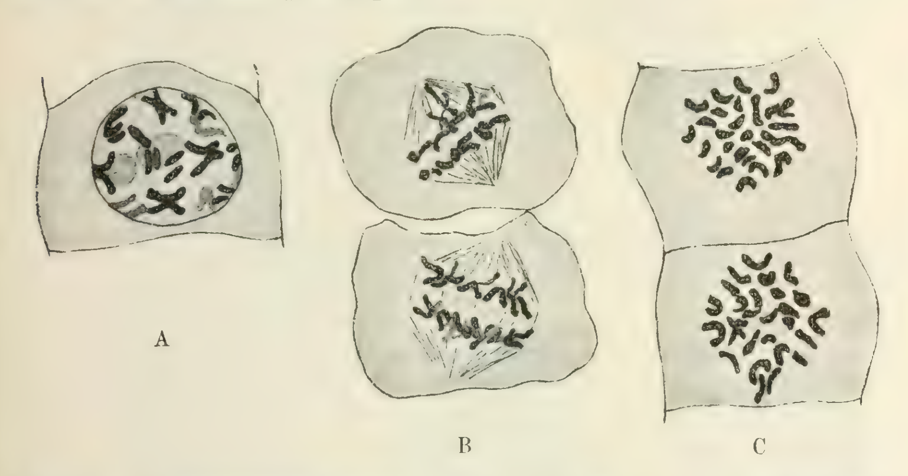


Fig. 302. *Hieracium pseudoillyricum.* Erste Teilungen der Pollen-Mutterzellen. A Prophase, B frühe Anaphase in Seitenansicht, C späte Anaphase in Polansicht. (Nach ROSENBERG.)

Merkwürdigerweise können die Mitosen in den Pollen-Mutterzellen allem Anschein nach „ganz normal" verlaufen, wie bei *Helosis guyanensis* (UMIKER 1920) und *Burmannia coelestis* (SCHOCH 1920)[1]), oder aber sie zeigen kleinere (*Erigeron annuus*, TAHARA 1921; vgl. Anmerkung auf S. 441) oder größere Abweichungen in der normalen Verteilung der Chromosomen, Spindelbildung und Rekonstruktion der Tochterkerne, wie wir das von den sterilen Hybriden her hörten. Auf diese Ähnlichkeiten ist fast jedes Mal wieder ausdrücklich aufmerksam gemacht worden. Immerhin sind es doch noch stets „Tetradenteilungen", während für die Embryosack-Mutterzelle sogar die Synapsis fehlt!

[1]) Doch wurde hier keine reguläre Synapsis gesehen; vgl. die Angaben für den *Mirabilis*-Bastard oben S. 432.

Ein völliges Fehlen der beiden Teilungsschritte in den Embryosack-Mutterzellen wurde zuerst von JUEL (1900a) für *Antennaria alpina* beschrieben, trotzdem hier eine Synapsis noch vorhanden war. Dann zeigte STRASBURGER (1910b) für *Elatostema sessile* gleichfalls, daß nur eine rein somatische Teilung der Embryosack-Mutterzelle vorhanden ist und sogar die Synapsis ganz fehlt, die wieder bei *El. acuminatum* sich noch einfand. Durch Miss PACE (1913) hören wir ferner von dem Ausbleiben der Reduktionsteilung bei *Zephyranthes texana*. Auch HOLMGREN (1916, 1919) fand, daß das schon erwähnte *Eupatorium glandulosum* in der Embryosack-Mutterzelle nicht einmal mehr eine Synapsis durchmacht, sondern sich hier rein somatisch teilt (Fig. 304). Endlich dürfen wir noch die Angehörigen von *Archhieracium* (ROSENBERG 1917) und *Erigeron annuus* und *„cfr. annuus"* (TAHARA 1915, 1921, HOLMGREN 1919) hier anführen, bei denen eine Reduktionsteilung im Gegensatz zu den Teilungen der Pollen-Mutterzellen ganz ausgeschaltet, eine Synapsis freilich noch vorhanden ist, und die Unregelmäßigkeit erst von der Diakinese ab beginnt.

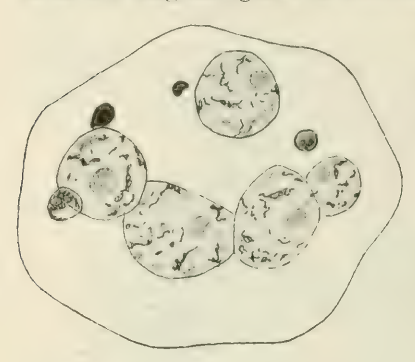


Fig. 303. *Hieracium boreale.* Pollen-Mutterzelle nach vollendeter Tetradenteilung mit überzähligen Kernen. (Nach ROSENBERG.)

HOLMGREN (1919) hat bei seiner Klassifizierung der parthenogenetischen („ooapogamen") Fälle eine Gruppe zusammengestellt, bei der zwar auch die Reduktionsteilung schon verschwunden ist, aber doch wenigstens noch eine Dyadenbildung auftritt, d. h. also die Embryosack-Mutterzelle sich in zwei Zellen teilt. Solches beobachtete JUEL (1904b, 1905) zuerst bei *Taraxacum „officinale"*. Bis zur Diakinese verlief hier die heterotype Teilung noch äußerlich normal, dann aber schlug sie unvermutet in die homöotype oder typische um. Die Diakinese-Chromosomen spannten sich wieder zu „längeren Fäden" aus, und ihre Längsspaltung wurde effektiv. SCHKORBATOW (1910), OSAWA (1913a) und STORK (1920b) bestätigten das für andere parthenogenetische *Taraxacum*-Spezies. Auch *Chondrilla juncea* (ROSENBERG 1912) gehört zu dem *Taraxacum*-Typus. Und ebenso ist die von H. WINKLER (1906) und STRASBURGER (1909a) studierte *Wikstroemia indica* hierher zu rechnen. Ausnahmsweise kommen zwar Tetraden vor, die Regel aber ist nur Dyadenbildung. Eine Synapsis ist hier dabei gar nicht mehr vorhanden, und nur eine gewisse äußere Ähnlichkeit der Spindelfigur mit einer Reduktionsspindel ließ einige Unterschiede gegenüber einer rein somatischen Teilung merken. Nach YORK (1913) soll sich *Dendrophthora opuntioides* hier anschließen.

Eine „Tetradenteilung" endlich, wenn auch mit diploider Chromosomenzahl, wird bei den Angehörigen der Eualchimillen durchgeführt, die MURBECK (1901), STRASBURGER (1904b) und BÖÖS (1917) karyologisch studierten. Eine Synapsis läßt sich noch wahrnehmen. Doch müssen wir hervorheben, daß irgendein Parallelismus zwischen dem Auftreten dieser Phase und der Frage der Durchführung einer Tetradenteilung nicht besteht, da wir ja auch in den erstbehandelten Gruppen

Beispiele für Vorkommen einer Synapsis hatten. Vielleicht ist es selbst nicht unbedingt nötig, daß diese charakteristische Phase allgemein bei den Angehörigen der Gruppe sich einfindet, wenn auch *Thalictrum purpurascens* (J. B. OVERTON 1902, 1905), *Marsilia Drummondii* (STRASBURGER 1907a)[1]) und die schon erwähnte *Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE 1908), die gleichfalls hierher gehören, eine Synapsis besitzen. Aber die phylogenetisch zu wertende Tendenz, äußerlich wenigstens die Zellteilungsmechanik nach der Norm beizubehalten, mag vielleicht doch auch hier mit jener, regelmäßig die Synapsis zu bilden, verknüpft sein. *Thalictrum* ist deshalb von besonderem Interesse, da von ein und demselben Individuum zweierlei Typen von Embryosäcken gebildet werden, denn neben den eben geschilderten Apogamen kommen auch ganz normale mit Reduktionsteilung vor.



Fig. 304. *Eupatorium glandulosum.* Kern der Embryosack-Mutterzelle in „Diakinese". In a 13, in b 32, in c 6 Chromosomen vorhanden. Eine Bindung ist nicht mehr erfolgt. (Nach HOLMGREN.)

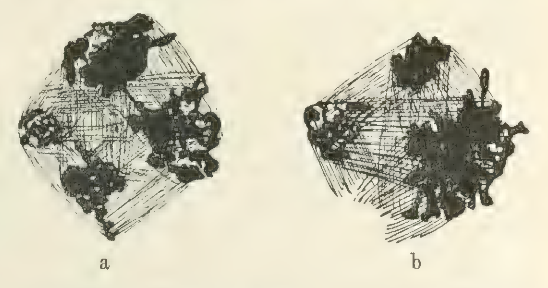


Fig. 305. *Yucca gloriosa.* Zwei Schnitte aus einer „vierpoligen Mitose" einer Tapetenzelle. (Nach BONNET.)

Selbst die Einteilung nach der Zahl der gebildeten Zellen (vgl. auch P. HERTWIG 1920, S. 160) verwertet nicht durchweg vorkommende Eigentümlichkeiten. Denn *Elatostema acuminatum*, das gewöhnlich dem Typ von *El. sessile* folgt, kann nach STRASBURGER (1910b) ausnahmsweise noch eine unvollständige Zellgruppe ausbilden, die vielleicht einen phylogenetischen Anklang an die Tetradenteilung aufweist. Und bei *Balanophora elongata* (A. ERNST 1914) kann neben völligem Fehlen einer Zellteilung noch Dyadenteilung sein, ebenso wie vereinzelte Dyaden auch bei der apogamen *Burmannia coelestis* (A. ERNST und CH. BERNARD 1912b) vorkommen. Im übrigen sind beide Arten in ihren Embryosack-Mutterzellen ganz somatisch geworden, da eine Synapsis völlig zu fehlen scheint. *Helosis guyanensis*

[1]) STRASBURGER sieht hier bis zur Diakinese ein normales Verhalten. Die Bindung der Chromosomen erfolgte nicht mehr überall in gleicher Weise. Die Spindeln sahen z. T. wie somatische, z. T. wie heterotype aus, während einige (S. 153) selbst gemischten Charakter zeigten.

kann nach UMIKER (1920) gegen die Regel gleichfalls gelegentlich Dyaden bilden, eine Synapsis ist hier indes stets vorhanden.

Damit haben wir eine Generalübersicht über die unregelmäßigen Reifungsteilungen bei den „Ooapogamen" gewonnen. Mancherlei Parallelen zu Bastarden, aber auch mancherlei Abweichungen haben wir kennen gelernt und wir erinnern uns daran (s. S. 435), daß ja selbst bei anscheinend „guten Arten" — offenbar durch die Außenfaktoren hervorgerufen — die Meiosis abnorm ausfallen konnte.

Wir wollen uns jetzt zu einer Anzahl von Fällen wenden, bei denen auch in rein somatischen Zellen die Kernteilungen gestört sein können. Das dürfte selbst durch Bastardeinfluß bewirkt werden können. Wenigstens lassen H. WINKLERS (1921) neue Forschungen solches erwarten. Wurden nämlich zwei Individuen von *Solanum nigrum* mit 36 und 18 haploiden Chromosomen gekreuzt, so resultierten in F_2 zunächst Pflanzen mit 54 diploiden Chromosomen. Diese hätten in den Reifungsteilungen eine völlige Bindung nicht eingehen können. Wir haben hier nun den ersten sicheren Fall, daß zahlreiche überzählige Chromosomen schon vorher in den somatischen Teilungen ausgemerzt werden können (vgl. a. oben S. 367). Denn es fanden sich in einem Individuum vegetative Zellen mit 45, 41, 40, 38, 37 und 36 Chromosomen nebeneinander ein. In den folgenden Generationen waren die Chromosomenzahlen durchweg konstant 36 geworden. Nur die „Garnituren" schienen in den verschiedenen Exemplaren different zu sein.

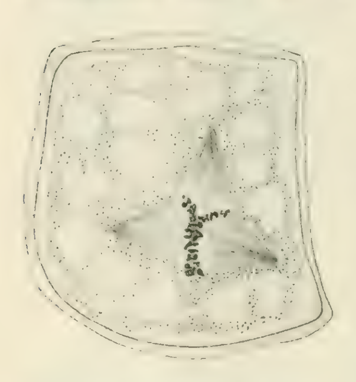


Fig. 306. *Lupinus hirsutus.* „Dreipolige Spindel" im Endosperm. (Nach BUSCALIONI.)

Daraus läßt sich folgern, daß in den vegetativen Zellen Unregelmäßigkeiten während der Mitose ähnlich denen bei den Reifungsteilungen eintreten können, aber auch, daß nicht nur die „überzähligen" 18 des einen Elters entfernt werden, sondern auch einige „homologe Paare" und demnach andere Chromosomen für die fehlenden Ersatz leisten müssen. Cytologische Einzelheiten kennen wir zurzeit noch nicht.

Doch auch abgesehen von Bastardeinfluß als causa efficiens kennen wir genugsam Störungen der somatischen Teilungen.

Eine Fundgrube für Irregularitäten der Mitosen sind von jeher die Embryosackwandbelege und Endosperme gewesen. Wir werden unten (Kap. 8) hören, daß hier häufig Kernverschmelzungen vorhanden sind. Und wir haben gleich wieder alle Abweichungen von der Karyokinese, wie wir sie z. B. bei sterilen Bastarden sahen: unregelmäßige Wanderung der Chromosomen zu den Polen, Desorientierung der Spindelfigur, „dreipolige Spindeln" (Fig. 306), Kleinkernbildung usw. (z. B. STRASBURGER 1880a, S. 18, 1882b, S. 46, SOLTWEDEL 1881, GUIGNARD 1891c, DIXON 1895d, BUSCALIONI 1898a, TISCHLER 1900 usw.). Ein sehr merkwürdiger Fall, den uns L. WILLIAMS (1904) für die Alge *Dictyota* anführt, sei da gleich genannt. Er ist deshalb von besonderem Interesse, weil die Störung hier in einer uns allerdings nicht näher verständlichen Weise mit Parthenogenesis zusammenhängt. Das normal befruchtete Ei zeigt ruhigen Ablauf der Furchungsteilung; fehlte aber der

Kern und trat der Eikern allein in Teilung, so fiel die Störung einer jeden regulären Spindelbildung als charakteristisch auf. Fasern fanden sich im Kerne zwar ein, aber „no two figures are alike in the arrangements of the threads . . . In many the longer threads cross each other in inextricable confusion, so that no two can be seen to converge. In such cases it almost seems an abuse of language to call them spindle-fibres". In dieser verfilzten Masse treten darauf einige hellere homogene Partien auf und in jeder lagern eines oder mehrere Chromosomen. Jede Sondergruppe bildet eine Extrakernmembran um sich aus: Wir erhalten somit eine Masse von Kleinkernen, die sich für gewöhnlich in 2, aber auch in 3—5, einmal selbst in 6 Gruppen verteilen konnten. Die



Fig. 307. *Corydalis cava.* „Pseudoamitose" im Endosperm mit gleichzeitiger Ausbildung der Spindelfasern. Vergr. 1660. (Nach TISCHLER.)



Fig. 308. *Corydalis cava.* „Pseudoamitose" nach Auslöschung der Spindelfasern. Einseitige Anlage der jungen Zellwand. Vergr. 1540. (Nach TISCHLER.)

Karyomeren-Bildung ist also hier, wie auch sonst vielfach, das Resultat einer sehr gestörten Mitose. Umgekehrt kann ja Polyspermie ebenfalls eine starke Störung der Teilungen hervorrufen. Von TH. BOVERIS (1902, 1907) doppelt befruchteten Seeigel-Eiern werden wir noch weiter unten (Kap. 9a) zu hören bekommen. Als botanisches Beispiel seien die Funde YAMANOUCHIS (1909a, S. 185) bei *Fucus* angeführt, wo auch die Spindeln 3—4polig werden konnten und die Chromosomen sich simultan auf ebenso viele Tochterkerne verteilten. Vielleicht dürfte das Vorhandensein der Centrosomen ein kausales Moment für das Zustandekommen gerade dieser Figuren abgeben (vgl. auch H. WINKLER 1906, S. 246). Aber selbst ohne solche können Kernfusionen im „Übermaß" eine ähnliche Störung in der Verteilung der Chromosomen bedingen, wie es NĚMEC (1898c, 1905) für derartige „Hyperchromasie" beschreibt und wie wir es auch in Tapetenzellen (BONNET 1912b) zuweilen beobachten (Fig. 305).

Sehr häufig sind ferner Teilungen, die an eine Amitose, d. h. eine einfache Durchschnürung der Kerne erinnern. Aber diese sowie zahlreiche „Übergänge" zu echten Mitosen (s. HEGELMAIER 1885, DIXON 1895b, d, BUSCALIONI 1892a, 1898a, A. ZIMMERMANN 1896, S. 77, TISCHLER 1900 [s. Fig. 307—308], J. F. LEWIS 1905, SCHKORBATOW 1910, AFZELIUS 1916 [Fig. 309]) sind doch wohl im allgemeinen weiter

nichts als auf vorzeitige Alveolisierung der Chromosomen zurückzuführen. Das kann eintreten, wenn noch die Spindelfasern vorhanden sind, es kann auch erst nach ihrem Verschwinden sich zeigen. Aus HAECKERS oben (S. 426) angeführten Untersuchungen hörten wir ja, wie derartige „Pseudoamitosen" kausal zu erklären sind. Zuweilen mögen auch Kernverschmelzungen (s. Kap. 8) Amitosen vortäuschen. Und ganz die gleichen Bilder sehen wir in Gymnospermen-Prothallien (SOKOLOWA 1890, S. 462, CAVARA 1901, LOTSY 1903, PEARSON 1906, SPRECHER 1907, S. 113, NORÉN 1907 usw.). Für tierische Gewebe endlich vergleiche man die Angaben über asymmetrische Mitosen bei P. ERNST (1915, S. 309). —

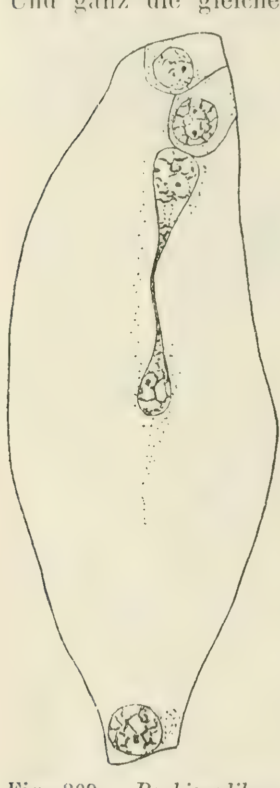


Fig. 309. *Paphiopedilum insigne.* Scheinbare „Amitose" im Embryosack. Vergr. 420. (Nach AFZELIUS.)

Im Einzelfalle läßt sich nach den gefärbten Präparaten oft wohl nicht immer eine exakte Deutung geben. Denn neben Kernfusionen und gestörten Mitosen gibt es sicher auch Degenerationen, die mit amitotischem Kernzerfall beginnen (vgl. Kap. 10). Wenn z. B. IKENO (1898b, S. 592) von „Amitosen" eines Teils der freien Kerne spricht, die sich im befruchteten Ei von *Cycas revoluta* vorfinden, so handelt es sich jedenfalls um derartiges. Und wenn wir von den Veränderungen lesen, die in alternden Embryosackhaustorien (vgl. oben S. 130ff.) zu beobachten sind, so haben wir weitere Parallelen zu dieser Art von Amitosen. Eine „Überernährung" mag hier die Veranlassung dazu in gleicher Weise sein wie bei den „Amitosen" der Chalazalkerne im Embryosack von *Lilium* (SARGANT 1896a — vgl. dazu aber COULTER 1897b, S. 417 und STRASBURGER 1908b) — oder *Myricaria* (FRISENDAHL 1912, S. 37).

Der Begriff „Amitose" in landläufigem Umfange ist jedenfalls vieldeutig und vereinigt heterogene Dinge in sich. Man sollte ihn auf solche Fälle beschränken, wo es sich um tatsächliche Kerndurchschnürungen ohne zuvorige Chromosomendifferenzierung handelt und wo die beiden Tochterkerne nicht sofort einer Degeneration anheimfallen. Dies „biologische Moment" glaubte ich für eine Abgrenzung mit heranziehen zu sollen (TISCHLER 1901b, 1903a). Gibt es denn nun überhaupt solche Fälle? Oder haben wir überall nur gestörte Mitosen und Degenerationsanfänge vor uns, ganz zu schweigen von den nur vorübergehend ähnlichen Kernfusionen oder gar polymorphen Kernen? Es scheint doch der Fall zu sein. Und gerade SCHÜRHOFF (1915), ein Autor, der sehr gegen irrtümliche Deutungen bezüglich der Amitose zu Felde zog, beschreibt ein Beispiel aus dem Endosperm von *Ranunculus acer* (Fig. 310). Hier konnte seiner Meinung nach ein Zweifel schon darum nicht obwalten, weil die Kerne in einem gewissen Stadium sämtlich in Teilung eintreten und diese überall

ohne Ausbildung von Spindelfasern oder Differenzierung von Chromosomen vor sich geht. Häufig teilen sich die Kerne dabei in ungleiche Stücke.

Immerhin ist man jetzt wohl durchweg der Überzeugung, daß Fälle echter Amitose viel seltener sind, als man das früher gedacht hatte. Ein geschichtlicher Überblick zeigt gerade hier ein merkwürdiges Schwanken der communis opinio. Anfänglich — das hörten wir schon (s. S. 2, 233) — sollte das „REMAKsche (1852) Schema" das einzig maßgebende für die Kernteilungen sein, und später wurde Mitose und Amitose annähernd gleich bewertet (SCHMITZ 1879b, JOHOW 1881). Aber bald kam die Mehrzahl der Forscher mit STRASBURGER (1880b)

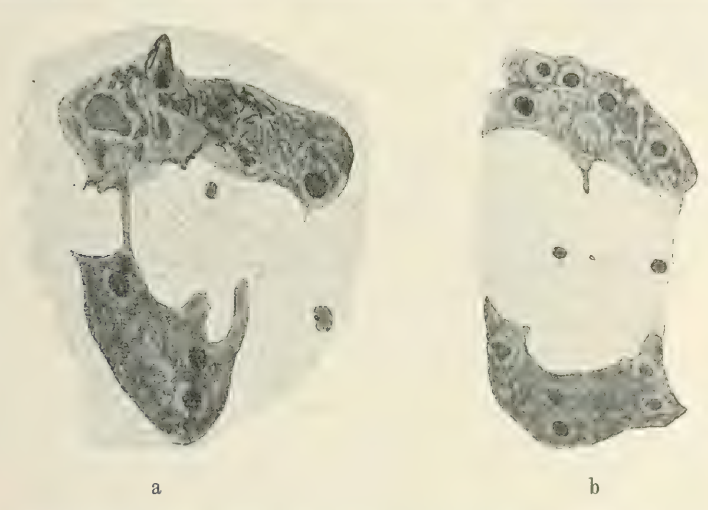


Fig. 310. *Ranunculus acer.* Echte Amitosen aus dem alten Endosperm. In a noch die Verbindung zwischen den beiden Tochterkernen, in b noch die Andeutungen der Tochterkernverbindungen. Daneben kleinere abgeschnürte „Kernchen" von Nucleolengröße. Vergr. 750. (Nach SCHÜRHOFF.)

und BERTHOLD (1886, S. 176) zu der Überzeugung, daß die Amitose auf relativ wenige und wohl immer nur „pathologische" Fälle beschränkt sei. Auf zoologischer Seite kämpften in erster Linie WALDEYER (1888), FLEMMING (seit 1891b)[1], ZIEGLER (1891) sowie ZIEGLER und VOM RATH (1891) für diese strenge Begrenzung der Amitose und die physiologische Ungleichwertigkeit mit der Mitose. Diese Vorstellung, die uns auch heute noch geläufig ist, wurde nur um die Jahrhundertwende von seiten einiger Forscher (PFEFFER 1899, NATHANSON 1900, 1904, W. V. WASIELEWSKI 1902, 1904[2]), ja selbst von GURWITSCH 1904) bekämpft. Die Argumente, mit denen sie dem „Mitosendogma" zu Leibe rückten, beruhten aber auf falsch interpretierten Bildern. Durch

[1]) Dieser verhielt sich indes auch jetzt noch sehr reserviert und wollte die physiologische Ungleichwertigkeit von Mitose und Amitose lediglich als Hypothese betrachten (S. 295).

[2]) Dieser suchte die Amitosen in Diatmesen (einfache Einschnürungen) und Diaspasen zu sondern. Bei letzterem Modus sollten sich zuvor die Nucleolen teilen, die chromatischen Substanzen an gegenüberliegenden Seiten oder Kernen anhäufen und die Kerne hantelförmig auseinandergezogen werden.

Narkotisierungen oder Abkühlung waren Kernfusionen infolge des Mehrkernigwerdens der Zellen (s. S. 214) zustande gekommen (vgl. Kap. 8), und diese hielt man für Durchschnürungen. Daneben sah man wohl auch Pseudoamitosen (vgl. VAN WISSELINGH 1921, S. 313ff.). Besonders eigenartig ist dabei und ist wohl mehr psychologisch zu erklären (aus einer Geringschätzung der morphologischen Bilder überhaupt), daß in erster Linie die physiologisch orientierten Forscher durchaus die physiologische Gleichwertigkeit von Mitose und Amitose beweisen wollten. Noch 1909 (S. 114) wollte ein Mann vom wissenschaftlichen Range GODLEWSKIS derartige Schlüsse ziehen[1]).

Eine Anzahl sonst überzeugter Anhänger der Lehre von der Ungleichwertigkeit beider Teilungsmodi suchte wenigstens in phylogenetischer Hinsicht eine Verbindung zwischen Pflanzen und Tieren herzustellen, derart daß bei gewissen Protisten der letztere Modus noch der herrschende wäre und sich ersterer allmählich daraus entwickelt hätte. Zwar hatte ein so weitblickender Forscher wie BERTHOLD (1886, S. 175) schon vor vielen Jahren vor solchen Gedankengängen gewarnt, aber das Studium der erst später einsetzenden karyologischen Forschungen schien ihm zeitweise Unrecht zu geben. Jetzt sehen wir, daß BERTHOLDS Ansichten doch die richtigen waren. Die vereinzelten Formen der „Promitose" (s. Kap. 5b) sind in der Tat etwas durchaus anderes als einfache Durchschnürungen. Wir hörten ja, daß in anderen Fällen wohl nur die Kleinheit der Nuclei und die dabei besonders schwierige Fixierung Amitosen vortäuschte (man denke auch noch an die Angaben bei den Chytridineen, vgl. oben S. 270, trotzdem hier die Kerne ja größer sind). Und wenn wir z. B. bei HIERONYMUS (1892a, S. 367) lesen, daß die Protococcacee *Dicranochaete reniformis* „wiederholt bisquitförmige Formen" an den Kernen erkennen lasse, wobei es „bisweilen den Anschein hat, als sprosse ein kleinerer Kern aus dem größeren heraus", so werden wir ähnliches auch sonst sehen, es aber meist auf Kernpolymorphie (vgl. Kap. 1, S. 19ff.) zurückführen. Merkwürdig sind für Algen nur die Angehörigen der parasitischen Gattung *Phyllosiphon*, für welche nicht nur BUSCALIONI (1898b bei *Ph. Arisari*), sondern auch vor kurzem noch F. TOBLER (1917, S. 17 bei *Ph. asteriforme*), wenigstens „in den inneren älteren Teilen" Amitosen angaben. Frau WEBER VAN BOSSE (1890) hatte für die verwandte *Phyllophysa Treubii* gleiches gesehen. Aber ich möchte zu bedenken geben, ob nicht durchweg Alters-Bilder bisher beschrieben und die in jugendlichen Zellen vorhandenen Mitosen nur übersehen wurden. Bei V. NEUENSTEIN (1914) können wir nachlesen, daß echte Amitosen unter den Algen in jugendlichen Geweben nicht übrig bleiben, so wenn er (S. 41) den WILLEschen Fall (1887, S. 441) bei *Microspora* als irrig aufklärt oder (S. 54) darauf hinweist, daß GOLENKIN (1899) die von ihm beschriebenen Amitosen bei *Sphaeroplea* erst während der Senilität eintreten sah. Für die Pilze können wir auf GUILLIERMONDS

[1]) Ich vermag nicht zu übersehen, ob im Tierreich in „spezialisierten Zellen" eine annähernde physiologische Gleichwertigkeit möglich sein kann. Ein so kritischer Autor wie P. ERNST (1915, S. 315) hält wenigstens bei den Leukocyten die Frage noch nicht für entschieden (vgl. auch R. HERTWIG 1908, S. 17, GODLEWSKI 1909, S. 111, HEIDENHAIN 1911, S. 554, BRÜEL 1915, S. 902). — Skeptisch zeigt sich dagegen TH. BOVERI (1909, S. 237, 1914b, S. 50).

(1913, S. 409—411) schöne Zusammenfassung verweisen. Besonders erwähnenswert sind nach ihm die Angaben von GUÉGUEN (1899a u. b) für *Sterigmatocystis*[1]) und *Penicillium* sowie (1909, S. 236) für *Mucor*. Auch konnte er selbst (GUILLIERMOND 1900, 1902, 1903b, 1913) ähnliches in den Hyphen von *Penicillium glaucum*, *Sterigmatocystis nigra*, *Oidium lactis*, *Botrytis cinerea*, *Dematium spec*, *Endomyces Magnusii* u. *fibuliger* sehen. „Les figures de division ne se traduisent donc que par une division soit par scission transversale, soit par allongement suivi d'étranglement du nucléole, la chromatine restant le plus souvent invisible.“ Anschließen dürfen wir die Funde VALLORYS (1911) bei *Chaetomium*, die PÉNAUS (1912) bei *Sporotrichum* sowie die von F. MOREAU (1911a, 1913a) in den älteren Filamenten und der Columella von Mucoraceen beobachteten Kernteilungsbilder. Auch Fräulein BENSAUDES (1918, S. 44) Amitosen in den Keimschläuchen der „Pseudooidien“ von Hymenomyceten (*Coprinus*) seien genannt. Die Angaben von IKENO (1901a, 1903c) sind dagegen wohl bereits so überholt, daß ein Zitieren sich erübrigt (s. oben S. 273).

Wenden wir uns jetzt zu den höheren Pflanzen, so werden wir in erster Linie ernsthaft alle jene Fälle von „polymorphen“ Kernen zu diskutieren haben, die wir oben (S. 19ff.) kennen lernten. Wenn wir auch SCHÜRHOFF (1917) darin recht geben müssen, daß die Lappungen und Ausbuchtungen, die man hier beschrieben hat, für gewöhnlich nicht zur Abtrennung einzelner Kernstücke führen, so dürfen wir doch auch nicht in den Fehler verfallen, nun unter allen Umständen jedesmal eine „restitutio ad integrum“ anzunehmen. Betrachten wir gleich die Erscheinung bei Parasitismus und Mykorrhiza-Symbiose (S. 113ff.), für die wir öfters Angaben über Amitosen haben (CAVARA 1896, S. 242, JANSE 1897, S. 178, CLIFFORD 1899, S. 636, W. MAGNUS 1900, v. GUTTENBERG 1905, S. 7, 1909, BURGEFF 1909, S. 68 u. 111, MAIRE u. TISON 1911a, S. 237, KUNKEL 1915, S. 270 usw.). Wenn übereinstimmend berichtet wird, daß schon rein mechanisch durch Hyphenumschlingung Teile des Kerns abgepreßt werden, so liegt hier zum mindesten eine „induzierte Amitose“ vor. Aber daneben sind doch schon aus rein physikalischen Gründen Fälle wahrscheinlich, in denen sich einzelne Teile genau so absondern können, wie das bei einem Quecksilbertropfen der Fall ist, den man durch Oxydation an seiner Oberfläche vermittelst Kaliumbichromat und Salpetersäure zu den bekannten amöboiden Bewegungen veranlaßt. Freilich werden wir fordern müssen, daß auf derartige Kerndurchschnürungen keine wirklichen Mitosen mehr folgen dürfen, da die „Gesundheit“ der Kerne zu sehr gestört wurde. Diese Forderung ist bisher auch in keinem einzigen Falle wirklich unerfüllt geblieben. Das einzige Beispiel, das nach kritischer Bearbeitung durch STRASBURGER (1907b, S. 506, 1908a, 1908b[2]), S. 504ff.) noch nicht aufgeklärt war, nämlich das von SHIBATA (1902c) beschriebene, wonach in den *Podocarpus*-Knöllchen (s. oben S. 116) Mitosen auf Amitosen folgen sollten, ist von SCHÜRHOFF (1919a) für *Podoc. salignus*

[1]) Bei der Conidienbildung von *Sterigmatocystis* schien dagegen eine Art Übergang zur Mitose vorhanden zu sein.

[2]) STRASBURGER wollte indes bereits die amitotisch geteilten Kerne von weiteren Mitosen ausschließen (vgl. ferner SPRATT 1912b, S. 807).

rektifiziert worden. Es handelt sich nur um polymorphe Kerne mit starken Lappungen[1]).

Wenn man will, kann man für den von den meisten Autoren gebrauchten Ausdruck „Amitose" die alte Bezeichnung „Fragmentation" (VAN BENEDEN 1876, SCHMITZ 1880 b) einführen[2]). Dadurch wurde eine in absehbarer Zeit zum Tode führende Kernzerkleinerung charakterisiert. Ich selbst (TISCHLER 1901 b) schlug das vor Jahren vor, STRASBURGER (1908 a) nahm den Vorschlag an (vgl. S. 454). Man müßte dann strenge von Amitose nur bei Teilung in zwei gleich große Tochterkerne sprechen, von Fragmentation bei einer solchen in zwei ungleich große oder mehrere Teilkerne. Doch erscheint mir selbst eine solche Abgrenzung jetzt zu gekünstelt, so daß ich keinen allzugroßen Wert mehr darauf lege.

Unzweifelhaft sind z. B. in vielen Endospermhaustorien (BUSCALIONI 1893 a, TISCHLER 1899, SCHMID 1906, WURDINGER 1910, SAMUELSSON 1913 usw.) sowie in den Riesenantipoden mancher Familien (GUIGNARD 1882 a, 1900 b, BUSCALIONI 1892 b, MOTTIER 1895, KÖRNICKE 1896, CAMPBELL 1899 c, BILLINGS 1901, A. ERNST 1901 b, J. B. OVERTON 1902, LAURENT 1905, TANNERT 1905, LÖTSCHER 1906, HUSS 1906, SOUÈGES 1910/14, KUWADA 1910, CARANO 1915 b, JACOBSON-PALEY 1920 b) unverkennbare Amitosen im weitesten Sinne beobachtet, wenn auch im Einzelfalle sich am gefärbten Präparat nicht immer wird entscheiden lassen, was auf Kernteilung, was auf Kernverschmelzung hindeutet (vgl. auch oben S. 130—134). Aber manche Autoren wie COULTER (1898) sahen an Stelle der Amitose auch unregelmäßige Mitosen, die mit Kernverschmelzung nicht erklärt werden können.

In früheren Abschnitten unseres Buches (siehe S. 126) haben wir an die genannten Gewebe die Tapetenzellen in den Antheren eng angeschlossen. Und es sind denn auch hier oft und nicht immer kritisch Amitosen beschrieben (z. B. GOEBEL 1884, RACIBORSKI 1894, W. H. LANG 1897, ROSENBERG 1899, JUEL 1900 b, J. H. SCHAFFNER 1901, BEER 1905, TISCHLER 1906 a. 1908, GATES 1907 a, SAMUELS 1912, O'NEAL 1920, TAYLOR 1920, SUESSENGUTH 1921, SHARP 1921, usw.). Einige Forscher aber führen das Vorhandensein von Amitosen hier direkt als „Ausnahme" an, wie LAGERBERG (1909) für *Adoxa*, oder nur in den spätesten Stadien, wie N. E. STEVENS (1912 b) für *Fagopyrum*, YASUI (1915) für *Diospyros*, und andere beschreiben allerlei Unregelmäßigkeiten der Mitosen (LONGO 1899 a, OSAWA 1912, BONNET 1912, [vgl. Fig. 305], HIMMELBAUR 1912). So können zum mindesten „Pseudoamitosen" vorhanden sein. Aber darüber hinaus glaube ich auch an die Möglichkeit echter Amitosen, wie solche öfters für die Periplasmodien, die sich ja aus Tapetenzellen ableiten, angegeben sind (ROSEN 1896 für *Osmunda* [S. 298] und *Polypodium* [S. 301], CARDIFF 1905 für *Botrychium*, BEER 1906 a für *Helminthostachys*, HANNIG 1911 für *Equisetum* [S. 217] und wohl auch für *Azolla* [S. 249], LUDWIGS 1911 [S. 404] für *Equisetum*). Anzuschließen wären

[1]) Auch die „Amitosen" nach Infektion von *Spongospora* (KUNKEL 1915, S. 270) sind mir bis auf weiteres sehr verdächtig.

[2]) FLEMMING (1879) hatte auch vorgeschlagen, einfach von „direkter" Kernteilung zu sprechen und diese der gewöhnlichen „indirekten", d. h. mitotischen gegenüberzustellen. Später (1882) wendete er dann den Terminus „Amitose" an (vgl. auch SHARP 1921, S. 143).

sodann Angaben über Amitosen in Proembryonen (COULTER und CHAMBERLAIN 1903b), in Embryosuspensoren (HEGELMAIER 1880b, Sp. 519, STRASBURGER 1880b, Sp. 850, GUIGNARD 1881b, S. 63, BUSCALIONI 1892b, S. 20, 1898a, S. 260), in „Jacket-cells“ der Archegonien (JACCARD 1894, ARNOLDI 1900a, BERRIDGE und SANDAY 1907, SIGRIANSKI 1913), in Drüsenzellen des Griffelkanals (SCHÜRHOFF 1918b, 1920b), an vegetativen Kernen im Pollenkorn (CHAMBERLAIN 1897b, FULLMER 1899, FRYE 1901, STRASBURGER 1908b, S. 544) oder überzähligen ♂ Sexualkernen (ARNOLDI 1900a, FERGUSON 1901, 1904, BERRIDGE 1909), in Nährzellen der „BELTschen Körper“ bei *Acacia* (JOKL 1917) usw.

Und gleiches möchte ich trotz der hier sicher vorhandenen Kernfusionen in den älteren Stadien der Riesenzellen bei *Heterodera*-Infektion annehmen. In den jüngeren Stadien habe ich als erster ja selbst Mitosen (gegenüber der damaligen allgemeinen Meinung) gesehen. Auch NĚMEC (1910a), der uns von dem Vorhandensein der Kernverschmelzungen weitgehende Kunde gibt, läßt ausdrücklich für *Impatiens Sultani* die Möglichkeit von Amitosen zu. Vielleicht begünstigt die Kernverschmelzung den amitotischen Zerfall sogar, weil die Nuclei dadurch „zu groß“ geworden sind. Ich will damit durchaus nicht die Tatsache verschleiern, daß wir früher (TREUB 1886, MOLLIARD 1900, TISCHLER 1901b) zu freigebig mit der Konstatierung von Amitosen waren und die gerügten Fehlerquellen der Kernverschmelzung und Kernpolymorphie nicht genügend ausschalteten. Aber wir haben in den „pathologisch veränderten Zellen“ der Gallen offenbar ganz ähnliche Bedingungen vor uns wie in Embryosackhaustorien, Riesenantipoden, Tapetenzellen usw. Auch für zahlreiche sonstige Gallen sind Angaben über Amitosen gemacht, wo eine Verwechselung mit Kernfusionen äußerst unwahrscheinlich ist (z. B. MOLLIARD 1897, PETRI 1907, v. FABER 1912b, COSENS 1912, WENDEL 1917, SHIBATA u. TAHARA 1917, DUFRÉNOY 1919, WELLS 1920 usw.)[1]. Schwieriger ist schon eine Entscheidung darüber, ob wir bei den zweifellos polymorphen Kernen in den Internodialzellen vieler krautiger Pflanzen, vor allem, aber nicht ausschließlich, bei Monocotylen, regelmäßige Amitosen annehmen dürfen. Sie galten ja seit JOHOWS (1880) und STRASBURGERS (1880b) Tagen für besonders schöne Beispiele. Die Figuren für *Tradescantia virginica* waren bereits in alle Lehrbücher übergegangen und gehörten scheinbar zum „eisernen Bestand“ unseres karyologischen Wissens. Schon A. ZIMMERMANN (1896, S. 77) hatte freilich dazu gesagt, daß man selbst in älteren Zellen „selten mehr als drei Kerne“ beobachte, „obwohl dieselben häufig sogar ein fast traubenförmiges Aussehen haben, wie wenn eine Zerlegung in eine große Anzahl, bis gegen 10 Kerne, stattfinden sollte“. Eine langsam verlaufende Amitose wäre darnach vielleicht anzunehmen, „wahrscheinlicher scheint es mir aber, daß die vermeintlichen Stadien der direkten Kernteilung überhaupt nicht alle

[1]) LEVY (1921) weist darauf hin, daß ganz allgemein in lebhaft funktionierenden Zellen ein Kern sich „in untereinander verbunden bleibende Läppchen“ zerschnüren kann. „Dieser Vorgang dürfte seine Erklärung darin finden, daß die stattfindende Grenzflächenvergrößerung für bestimmte physiologische Vorgänge eine größere Reaktionsfähigkeit gewährleistet.“ Ein Schritt weiter wäre dann die völlige Trennung dieser „Läppchen“ oder wenigstens einiger von ihnen. Es ist nicht einzusehen, warum die Einzelkerne, die damit entstehen, nicht noch eine zeitlang am Leben bleiben können.

wirkliche Teilungsstadien darstellen, daß vielmehr in den betreffenden Zellen der Kern fortwährenden Gestaltsveränderungen unterworfen ist, die nur selten zu einer wirklichen Teilung führen". Diese Einwände wurden in der Folgezeit kaum beachtet, und erst SCHÜRHOFF (1915) sowie BEER u. ARBER (1919) haben dann wieder die kritische Sonde angesetzt. Das Hauptargument ist, daß die Stengel mit den vermeintlichen „Amitosen" sich nach Anbringung von Wunden und Auslösung von Regenerationsvorgängen wieder mitotisch teilen können.

Wir dürfen also wohl nur in Ausnahmefällen mit einer wirklichen Durchschnürung der Kerne rechnen, sie aber hier ebenso wie bei den analogen Fällen von starkem Polymorphismus, von denen wir oben hörten, bei denen es „zur Degeneration" kommt, doch bestehen bleiben lassen. Und wir kennen ja für Characeen (SCHMITZ 1879b, 1880b, STRASBURGER 1880a, S. 229, 1908a, TREUB 1880b, JOHOW 1881, KAISER 1896, DĚBSKI 1898) wie für Florideen (SCHILLER 1911, S. 285, vgl. auch oben S. 19), Beispiele, bei denen in den Internodialzellen über jeden Zweifel erhaben die Nuclei sich durchschnüren. Es können so Reihen von Kleinkernen gebildet werden, die bereits SCHMITZ anschaulich mit „den Ketten kleiner Würste" verglich. Was hier aber ständig realisiert ist, wird auch bei den höheren Pflanzen nicht absolut unmöglich sein. Zoologische Beispiele findet man in der neuesten zusammenfassenden Behandlung von SHARP (1921, S. 211 ff.).

Die alten unkritischen Daten über das Vorkommen von Amitosen werden wir kaum mehr alle zu registrieren brauchen. Sie sind längst überholt. Wenn KALLEN z. B. (1882, S. 71) im Mark von *Urtica* und ebenso in den Bastfasern (S. 88) der gleichen Pflanze Amitosen sah, so war das ein Irrtum, den TREUB (1880a) bereits vorher richtiggestellt hatte. Trotzdem tauchten noch ständig von GRANT (1886) und BEER (1899) bis zu MAC LEAN (1914) und PRANKERD (1915) Angaben über Amitosen in Mark- und Rindenzellen auf. BEER u. ARBER (1919) sowie SCHÜRHOFF (1920b) haben für diese zum Überfluß eine Nachuntersuchung vorgenommen und die ausschließliche Existenz von Mitosen festgestellt.

Noch unwahrscheinlicher sind von vornherein LAVDOWSKYS (1894, S. 375) Angaben, wonach sogar in den meristematischen Zellen der *Vicia-Faba*-Wurzeln Amitosen die Regel sein sollen. Trotzdem hat sie Miß ARBER (1914) für die von *Stratiotes* wiederholt. Ebenso irrig sind wohl die Daten über Amitosen im „rasch wachsenden" Nucellus (TISCHLER 1903a für *Cytisus Adami*) oder Embryo-Gewebe (SCHKORBATOW 1910 für *Taraxacum*). Jedenfalls handelt es sich dabei um Kernverschmelzungen. Und in gleicher Weise wollen wir die Beobachtungen von OLIVIER (1882), MASSART (1898), NATHANSON (1900 [als Ausnahme]) und DALE (1906) im Wundgewebe des Callus oder von Intumescenzen deuten (vgl. dazu bereits NĚMEC 1899d, 1904b, 1905, NATHANSON 1900, S. 71, MIEHE 1901, KÜSTER 1906c, SCHÜRHOFF 1906, 1920b, TISCHLER 1909).

Endlich sei darauf hingewiesen, daß nach LUNDEGÅRDH (1910a, S. 330) sogar im Moment des Fixierens der Präparate „Amitosen" künstlich erzeugt werden können. Solches meinte er z. B. bei *Vicia-Faba*-Wurzeln zu finden, die mit 2 % Chromsäurelösung behandelt waren. Vielleicht ist auf ähnliche Weise wenigstens ein Teil der irrigen

Angaben zu erklären (man vergl. z. B. die *Synchytrium*-„Amitosen" auf S. 270; s. a. ARBER 1920, S. 17). Als Résumé ergibt sich uns, daß die Amitose nur als Beginn einer Kern„veränderung" zuzulassen ist. Die endgültige Kernzerstörung kann noch eine Weile auf sich warten lassen, aber sie ist nicht mehr zu beseitigen. Eine physiologische Gleichwertigkeit zwischen Mitose und Amitose existiert nicht.

8. Die Kernverschmelzung.

Inhalt: Kernfusion bei der Befruchtung. Allgemeine Übersicht für die Thallophyten. Ausbleiben von Kernverschmelzung trotz Zellkonjugation. Zustand der copulierenden Kerne. Festlegung des Orts der Fusion in der Zelle. Einfache Kernverschmelzungen und solche in Paaren. Angaben über mehrfache Kernfusionen im Sexualakt. Polyspermie. Grad der Verschmelzung. Verzögerung der Kernverschmelzung. Die Deutung der Kernfusion bei den Ascomyceten. Zerlegung der Sexualvorgänge bei Asco- und Basidiomyceten in verschiedene Phasen. Die Gonomerie. Kernfusion und Befruchtungsakt bei den Bryophyten und Pteridophyten, desgl. bei den Gymnospermen, desgl. bei den Angiospermen. Die Doppelbefruchtung. Die Frage nach der Übertragung von ♂ Cytoplasma im Befruchtungsakt. „Erklärung" der Sexualität. Die Verjüngungstheorie. Die Stoffergänzungs-Theorie. Beispiele für sexuell ungleich werdende Schwesterkerne oder Nuclei naher Verwandtschaft. Kernfusionen als Ersatz für normale Copulation bei Diatomeen, Ascomyceten (speziell hier bei Saccharomyceten), Uredineen, Ustilagineen und nicht parasitischen Basidiomyceten. Desgl. bei Archegoniaten und Blütenpflanzen. „Homologe" Kerne der Sexualnuclei. — Vegetative Fusionen im Endosperm der Angiospermen und im ♀ Prothallium der Gymnospermen. Desgl. in den Tapetenzellen, in den Antipoden und in den Riesenzellen von Gallen. Kernverschmelzungen in meristematischen Zellen von Sprossen und Wurzeln der höheren Pflanzen, desgl. im Thallus von Algen und Pilzen. Kernwanderung von Zelle zu Zelle als Vorbedingung der Fusion. Beeinflussung der Verschmelzungsmöglichkeiten durch Beeinflussung des Plasmazustandes. Die Kernfusionen kolloidchemisch betrachtet.

Des öfteren haben wir, namentlich in den letzten Kapiteln, Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen, daß neben einer Kernteilung, also einer Vermehrung der Einzelnuclei, auch eine Kernverschmelzung, somit eine Verminderung, vorhanden ist. Und wir dürfen uns jetzt daran erinnern, daß diese bei jedem normal sexuellen Organismus zum mindesten an einer Stelle der Ontogenese vorhanden sein muß, nämlich bei der Befruchtung. Ja wir können letztere direkt als den Augenblick bezeichnen, in dem die beiden verschiedengeschlechtlichen Sexualkerne sich miteinander vereinigen. Auch diese Erkenntnis ist noch relativ neuen Datums und stammt für botanische Objekte erst aus dem Jahre 1879 und den Folgejahren, als SCHMITZ (1879b) für *Spirogyra*[1]), KRASSILSTSCHIK (1882) für *Polytoma* und GOROSHANKIN (1883)[2]) sowie STRASBURGER (1884a) für die Blütenpflanzen die geschlechtlichen Kernverschmelzungen beschrieben hatten[3]).

[1]) STRASBURGER hatte noch kurz vorher (1878a) betont, daß hier die Zellkerne beider Zellen zuvor aufgelöst werden. Auch das Copulationsprodukt sollte anfangs kernlos sein.

[2]) GOROSHANKIN hatte also bereits vor STRASBURGER, der für gewöhnlich als Entdecker der hier vorkommenden Kernfusion bezeichnet wird, diese — und zwar für *Pinus Pumilio* — gesehen. Aber er hatte irrtümlich angenommen, daß zwei ♂ Kerne mit dem Eikern copulieren können. Eine korrekte Beschreibung des Geschlechtsaktes gab in der Tat erst STRASBURGER bei dem Studium lebender Orchideen-Samenanlagen.

[3]) Der Name „Karyapsis", den COOK und SWINGLE (1905, S. 17) dafür vorschlagen, der in Analogie zu dem Wort „Synapsis" (s. oben S. 363) gebildet ist, hat sich nicht eingebürgert.

Bis dahin war man sich für die höheren Pflanzen zwar darüber klar gewesen, daß „etwas“ aus dem Pollenschlauch in die Eizelle hereintreten müsse, aber man neigte dazu, die befruchtende Substanz in „diffuser Form“ dafür verantwortlich zu machen. Und selbst STRASBURGER hatte solche Gedankengänge vertreten (z. B. 1876, S. 309, 1878a)[1]. Für die mit Spermatozoiden ausgestatteten Archegoniaten kam dazu, daß hier die sonderbaren Zell- und Kernformen überhaupt es hatten unsicher erscheinen lassen, ob eine Kernindividualität gewahrt blieb (vgl. oben S. 15 ff.).

Wir werden noch weiter unten (Kap. 9) hören, von wie ungeheurer Tragweite diese neuen Erkenntnisse für eine jede Theorie der Vererbung werden mußten.

An einem zoologischen Objekte, nämlich an *Toxopneustes lividum*, hatte O. HERTWIG (1876) bereits viel früher eine Vereinigung zweier Kerne im Sexualvorgange beschrieben. Aber er war anfangs noch weit davon entfernt, diese Beobachtung theoretisch auszuwerten und zog erst 1884, also im gleichen Jahre wie STRASBURGER, den Schluß, daß die Übertragung der „erblichen Charaktere“ vorzugsweise in den Kernen der Organismen liegen müsse (vgl. auch die histor. Übersicht bei STRASBURGER 1906, S. 122 ff. und O. HERTWIG 1918).

Nun suchte man natürlich planmäßig nach ähnlichen Kernverschmelzungen bei den anderen Gruppen des Pflanzenreichs, und man weiß jetzt, daß überall im Prinzip ähnliches vorliegt. Allein von gewissen Pilzen, den Asco- und den Basidiomyceten, werden wir hören, daß der eine Copulation einleitenden Zellverschmelzung die Kernfusion nicht unmittelbar zu folgen braucht, sondern erst nach einer gewissen Reihe von Zellteilungen nachgeholt wird.

Ich halte es für müßig, für alle Pflanzenklassen aufzuführen, wann zuerst die Kernverschmelzung gesehen wurde. Eine ausführliche Schilderung finden wir bei MOTTIER (1904b), bei D. S. JOHNSON (1914b) und für die Phanerogamen bei GUÉRIN (1904). Für eine Pteridophyte (*Pilularia*) gab CAMPBELL (1888c) die erste Beschreibung, für eine Bryophyte (*Riella*) KRUCH (1891). Für die Algen nenne ich BLOCHMANN (1886) für *Haematococcus*, RAUWENHOFF (1887) für *Sphaeroplea*, CHMIELEWSKI (1890) und KLEBAHN (1892) für *Oedogonium*, IKENO (1894) für *Zygnema*, WILLE (1894) für *Nemalion*, OLTMANNS (1895 u. 1898a) für *Vaucheria* und *Coleochaete*, KLEBAHN (1896) für *Rhopalodia*, KARSTEN (1896) für *Navicula*, FARMER u. WILLIAMS (1896, 1898) sowie STRASBURGER (1897a) für *Fucus*, SCHMIDLE (1899) für *Batrachospermum*. Desgleichen für die Pilze WAGER (1896, 1899) für *Albugo*, FAIRCHILD (1897) für *Basidiobolus*, MIYAKE (1901) für *Pythium*, TROW (1904) für *Achlya*, DANGEARD (1906b) für *Myzocytium*, JAHN (1911) für *Badhamia*, KUSANO (1912) für *Olpidium*, SKUPIEŃSKI (1918b) für *Dictyostelium*. Die Asco- und Basidiomyceten mögen vorläufig hier noch außer Betracht bleiben.

Überall haben wir also Kernverschmelzung. Allein für *Ancylistes Closterii* glaubt DANGEARD (1906b, S. 222), daß überhaupt keine Kernfusion vorhanden ist, trotzdem die Zellen miteinander verschmelzen.

[1] „Geformte Inhaltskörper müssen freilich gelöst werden, bevor das Plasma die Membranen passiert, es dürfte als homogene zähflüssige Masse durch dieselben gehen.“

So würden die beiden in der Zygote zusammengeführten Nuclei gänzlich unabhängig voneinander bleiben. Und gleiches gibt GRIGGS (1910b) für *Monochytrium Stevensianum* an. Gelegentlich mag das allerdings auch sonst vorkommen, so bei *Phycomyces*, wo mehrfache Kerncopulationen vorhanden sind. Denn BURGEFF (1915, S. 358) sah hier wenigstens eine sehr wechselnde Zahl von Paaren verschmelzen. Und RACIBORSKI (1896) gab für *Basidiobolus* sogar an, daß ein Wechsel in der Nährlösung ein sofortiges, gegen die Regel erfolgendes Auskeimen der jungen Zygote hervorrufen könne, wobei eine Kernfusion ganz ausbleibe.

Außer den Kernen wird jedenfalls bei den Thallophyten auch Cytoplasma mit übertragen. Bezüglich der Plastiden in den ♂ Gameten haben wir zwei Typen (vgl. bereits die Erörterungen bei SCHMITZ 1882, S. 123). Nach der Zusammenfassung von OLTMANNS (1895, S. 418) scheinen die Chloroplasten den Spermatozoen resp. Spermatien von *Coleochaete*, *Chara* und den Florideen zu fehlen, während sie bei *Volvox* und *Oedogonium* — freilich nach einer Farbenänderung — mit in die Eizellen übernommen werden. Für *Spirogyra* hatte SCHMITZ (1882, S. 128, 135) noch eine Copulation auch der Chloroplasten untereinander beschrieben. Seit CHMIELEWSKY (1890) aber wissen wir, daß die Plastiden der ♂ Zellen hier zwar übertreten, aber bald darauf degenerieren.

Gehen wir nunmehr zu den Einzelheiten über, so verdienen die Angaben über den Zustand der copulierenden Kerne Erwähnung. Meist verschmelzen sie, wenn beide in „Ruhe“ sind. In anderen Fällen aber kann man deutlich erkennen, daß die ♂ Kerne sich zum mindesten während des Heranwanderns in den Prophasen einer Mitose befinden. Hierfür haben wir Beispiele bei den Florideen (*Polysiphonia violacea* nach YAMANOUCHI 1906, *Rhodomela virgata* nach KYLIN 1914, *Delesseria sanguinea* und *Scinaia furcellata* nach SVEDELIUS 1914a, 1915, *Griffithsia corallina* und *Bonnemaisonia asparagoides* nach KYLIN 1916a, d, endlich *Nemalion multifidum* nach KYLIN 1916c und CLELAND 1919)[1]. Vielleicht handelt es sich auch bei DAVIS' (1896c) Funden für *Batrachospermum* um nichts anderes, der freilich von einem „körnigen“ Zerfall des Spermatiumkernes in der Trichogyne sprach.

Bei der zu den Phaeophyceen gehörenden *Zanardinia collaris* ist der ♂ Sexualkern im Augenblick der Fusion gleichfalls in Prophase (YAMANOUCHI 1913b), ja „represented only by 22 crowded chromosomes closely applied to the periphery of the female nucleus; each chromosome of the male nucleus enters into the female nucleus, and finally each chromosome becomes vacuolized and occupies a part of the female nucleus. Later, the fusion nucleus shows no place-distinction of network of both male and female origin“.

In manchen Fällen erscheint der Ort in der Zelle prädestiniert, an dem bei den Thallophyten die Kernverschmelzung vor sich geht. Das können wir z. B. bei den Peronosporaceen mit ihren „Coenocentren“ beobachten. Diese cytoplasmatischen „Verdichtungen“ müssen in irgend-

[1]) Wenn sich der Spermatiumkern in der Trichogyne noch zu Ende teilte und nur ein Tochterkern die Befruchtung vornahm, so konnte die Kernverschmelzung auch zwischen zwei „Ruhekernen“ erfolgen.

einer Weise anziehend auf die Stellung der ♀ Kerne wirken, weil sie sich stets entweder in ihrer unmittelbaren Nähe (vgl. oben S. 174, 208) oder zum mindesten in einem „Gürtel“ in ganz bestimmter Entfernung finden (F. L. STEVENS 1899, WAGER 1900, DAVIS 1900, RUHLAND 1903, KING 1903 für *Albugo*, *Peronospora*, *Araiospora* usw.). Die „Strahlungen“, die dabei vorhanden sein können, sind wohl von keiner prinzipiellen Bedeutung und hängen vielleicht nur mit der Cytoplasmaverdichtung selbst so zusammen, wie bei „schrumpfenden“ Luftblasen Fasern in der Umgebung auftreten können (vgl. oben S. 342).



Fig. 311. *Vaucheria pachyderma.* A Oogon mit „Wanderplasma“, die Kerne am Rücken des Oogons gesammelt. B die Kerne sind größtenteils aus dem Oogon ausgewandert. Die Figur ist in zwei Schnitten dargestellt; in 2 findet sich der bleibende Eikern. (Nach HEIDINGER.)

Ja, wir werden uns hüten müssen, die Bedeutung der Coenocentren zu überschätzen, wenn wir sehen, daß sie bei anderen nahe verwandten Arten (*Sclerospora graminicola* und *Plasmopara densa* nach RUHLAND 1903) nicht vorkommen. Und wieder in anderen Fällen (DAVIS 1903, 1905 für Saprolegniaceen) kommt nur den jungen Eiern ein Coenocentrum zu, während es bei den älteren bereits aufgelöst und im Augenblick der Befruchtung verschwunden ist.

Auf die Größe der copulierenden Kerne kommt es nicht sowohl an, als auf die Zahl der sie zusammensetzenden Chromosomen. Denn für gewöhnlich sind die ♂ Kerne weit kleiner als die ♀, und sie haben, wie wir (Kap. 9d) sehen werden, doch für die Vererbung gleiche Bedeutung. Häufig erfährt der Kern nach dem Eindringen ins Ei noch eine starke Vergrößerung, die ihn fast oder annähernd so groß macht als den ♀ Nucleus (so z. B. *Vaucheria* nach OLTMANNS 1895, *Albugo* und andere Peronosporaceen nach WAGER 1896, 1900, *Achlya* nach MÜCKE 1908b, *Polyphagus* nach WAGER 1913).

Bei einem Teil der Thallophyten-Gattungen findet sich nicht nur je ein Sexualkern vor, sondern sowohl in den männlichen wie in den

weiblichen Zellen haben wir deren mehrere. Das ist bei Phycomyceten und Siphoneen der Fall, wenn wir die Ascomyceten hier zunächst wieder unberücksichtigt lassen. Dann sind zwei Möglichkeiten vorhanden. Einmal können in den Oogonien alle ♀ Nuclei vorher bis auf einen degenerieren, resp. sie wandern bis auf einen aus. Solches finden wir bei *Vaucheria*[1]) (Fig. 311), *Myzocytium* (DANGEARD 1906b), Saprolegniaceen (TROW 1895, 1899, CLAUSSEN 1908, MÜCKE 1908b usw.)[2]), *Albugo Tragopogonis* (F. L. STEVENS 1901b): hier degenerieren die überzähligen Nuclei, *Albugo candida* und *Ipomoeae-panduranae* (F. L. STEVENS 1901, 1904) sowie *Albugo Lepigoni* (RUHLAND 1903): hier wandern die Kerne aus; vgl. auch *Peronospora*, *Sclerospora*, *Plasmopara* usw. (F. L. STEVENS 1902, ROSENBERG 1903a, RUHLAND 1903, KRÜGER 1910), bei denen Auswandern, *Phytophthora* (MURPHY 1914, 1918), bei der wieder Degeneration stattfindet. Oder aber es erfolgt eine Copulation der Kerne in Paaren, wie bei *Mucor*; (s. a. die älteren Arbeiten von DANGEARD und M. LÉGER 1894a, b, in denen aber eine Kernfusion noch nicht beschrieben wurde, desgl. die von M. LÉGER 1895a, b); (DANGEARD 1906a, F. MOREAU 1911b u. c, 1913a), *Sporodinia* (DANGEARD 1906a, F. MOREAU 1911b[3]) [Fig. 312], 1915a [in dieser Arbeit werden einige Unrichtigkeiten aus der Arbeit von Miß KEENE zurückgewiesen], KEENE 1914), *Absidia* (F. MOREAU 1911b, 1913a), *Phycomyces* (F. MOREAU 1913b, BURGEFF 1915), *Rhizopus* (F. MOREAU 1913a, b)[4]), *Albugo Bliti* und *A. Portulacae* (F. L. STEVENS 1899, 1901 [s. Fig. 313], vielleicht auch *Entomophthora* (L. W. RIDDLE 1906a, b). — Daneben aber kann auch hier eine Degeneration mancher Kerne vorhanden sein. So verschwinden nach F. MOREAU (1911b, c, 1913a) z. B. bei *Zygorrhynchus* fast alle Kerne außer vier, die langsam zu zwei und zwei fusionieren. Und in einer anderen Species der gleichen Gattung konnten dann wieder alle Nuclei funktionieren (vgl. auch

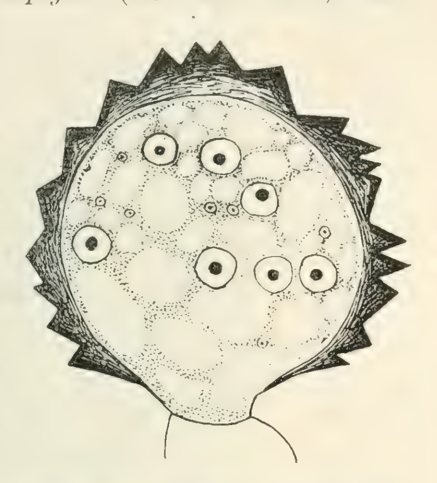


Fig. 312. *Mucor spec.* Ältere Zygospore. Eine Anzahl conjugierter Kerne; daneben einige, die ohne Partner geblieben sind, in Degeneration. Vergr. ca. 1000. (Nach F. MOREAU.)

[1]) Nach OLTMANNS (1895) und HEIDINGER (1908) wandern hier die überzähligen Kerne aus, nach DAVIS (1904) und F. MOREAU (1913a) degenerieren sie. Letztere beiden geben an, daß nach Anlage der trennenden Wand noch stets mehrere Kerne im Oogon vorhanden sein können, eine Auswanderung dieser also unmöglich gemacht ist. Nach der Ansicht der ersteren ist dabei eine Verwechselung mit anderen chromatisch sich färbenden Körperchen untergelaufen.

[2]) Bei den Saprolegniaceen gilt das für jede Eianlage im Oogon.

[3]) Die Angabe LENDNERS (1908a, b), daß nur je ein Kern als Geschlechtsnucleus fungiert, alle übrigen vegetativ bleiben und evtl. degenerieren, ist sicher irrig. E. GRUBER (1901) hatte noch gar keine Copulation gesehen.

[4]) Der Fund von Miß MAC CORMICK (1912), wonach hier alle Kerne bis auf einen in jeder Gamete, resp. jedem Gametangium, degenerieren, ist somit gleichfalls überholt.

E. GRUBER 1912 f. *Zyg. Moelleri*, der einen Übergang zwischen „Oo“- und „Zygomyceten“ darstellt). Phylogenetisch als „Abklingen“ der „Coenogametie“ dürfen vielleicht die Verhältnisse bei den Florideen bewertet werden, bei denen die Trichogynen ihren besonderen Kern haben können, der dann freilich vor der Befruchtung degeneriert (s. die Behandlung der Frage bei SVEDELIUS 1917).

Streng ist aber daran festzuhalten, daß normal immer nur je zwei Kerne miteinander im Befruchtungsakte verschmelzen. Alle entgegenstehenden Angaben haben sich als irrig ausscheiden lassen. So

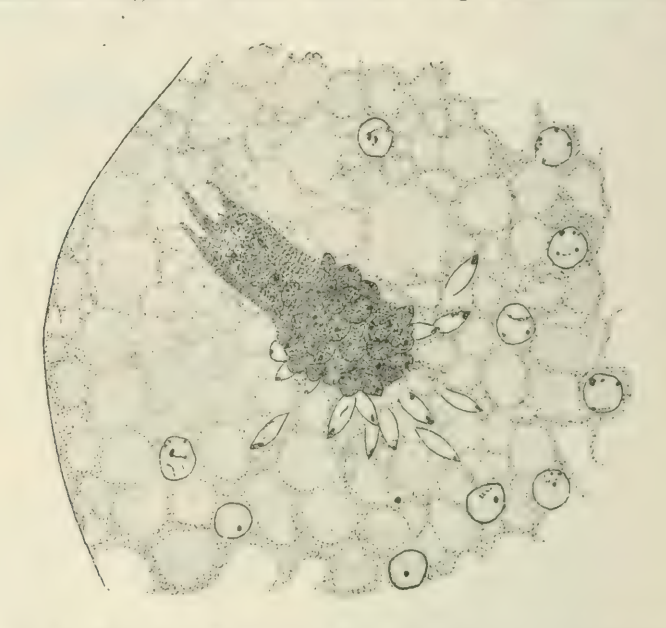


Fig. 313. *Albugo Bliti.* Eine Menge von ♂ Geschlechtskernen wird gerade (zusammen mit dem hier dunkel gehaltenen Cytoplasma) in das Oogon entleert. Die Nucleolen der zugespitzten Kerne liegen an einem Ende. Die zahlreichen ♀ Geschlechtskerne sind kugelförmig. (Nach F. L. STEVENS.)

meinten SCHMITZ (1879b) für *Aphanomyces*, HARTOG (1889, 1895, 1899) und J. E. HUMPHREY (1893) für *Achlya* zu sehen, daß eine Fusion vieler Kerne zu dem der Zygote stattfinde. Das wurde für letztere Gattung jedoch bereits von TROW (1895, 1899) richtig gestellt. FISCH (1885c) glaubte ähnliche Polykaryogamie bei *Pythium* und *Albugo* wahrzunehmen und WAGER (1889) schloß sich dem für die Peronosporaceen allgemein an. Seit DANGEARDS (1890b) Forschungen dürfen wir jedoch nicht mehr damit rechnen. Die phantastischen Vorstellungen von M. LÉGER (1895a) über die Verschmelzung der nach der Kerndegeneration übrigbleibenden „sphères granuleuses“ bei *Mucor*, aus denen sich neue Kerne bilden sollen, lassen wir am besten ganz unbesprochen.

Von Algen wollte wieder CHMIELEWSKI (1890) in den Zygoten von *Spirogyra*, HARTOG (1891) bei den Gameten von *Dasycladus* und den Zoosporen von *Derbesia* mehrfache Verschmelzungen aufdecken.

Und SCHMITZ (1879b) sowie BEHRENS (1890a, S. 316) meinten sie für die Oogonien von *Vaucheria* beweisen zu können. Auch das hat sich als falsch herausgestellt (s. DAVIS 1908 für *Derbesia*, KARSTEN 1908 und TRÖNDLE 1911 für *Spirogyra*, OLTMANNS 1895 für *Vaucheria*). Eine Erwähnung verdient ferner die Angabe von RAUWENHOFF (1887) und GOLENKIN (1899) für *Sphaeroplea annulina*, daß in reifen Zygoten Einkernigkeit vorhanden sei, kurz vorher aber noch mehrere Nuclei da wären. Die angenommene Polykaryogamie ist aber im höchsten Maße unwahrscheinlich. KLEBAHN (1899) bestätigte zwar an Material, welches in Wien gesammelt war (im Gegensatz z. B. zu Innsbrucker Material, das einkernige Eizellen besaß), daß hier die Eizellen bis zu sechs Kernen besitzen konnten; in einer Riesenzelle zählte er selbst 40 Nuclei[1]). Aber eine Copulation dieser vielen ♀ Kerne mit dem einzigen ♂ war ihm schon damals sehr unwahrscheinlich. Und in unseren Tagen werden wir ernsthaft mit dieser Möglichkeit kaum rechnen, vielmehr eine Degeneration der überzähligen Kerne annehmen. K. MEYER (1906) endlich vermochte an seinem Material auch nicht festzustellen, wie der Übergang von der Mehr- zur Einkernigkeit sich abspielt (s. a. die Überlegungen von NĚMEC 1910a, S. 432).

Unklar ist mir die Deutung, die wir den Funden VUILLEMINS (1900, 1907) bei den „Azygosporen“ von *Entomophthora gloeospora* geben sollen. Der hervorragende französische Mykologe beobachtete hier in bestimmter Phase eine Copulation bis zu 16 Kernen in einen Nucleus. Soll man etwa hier nur an eine Karyomeren-Vereinigung denken? (s. oben S. 332). Auch GUILLIERMOND läßt (1913, S. 741) die Frage offen[2]). Endlich will HENCKEL (1906) in den „Chlamydosporen“ von *Mucor racemosus* die Fusion von 10—12, ja sogar 17—18 Nuclei in einen einzigen großen beobachtet haben. Kein anderer Mucoraceen-Forscher hat aber diese Angabe bisher bestätigt und GUÉGUEN (1909, S. 240) gibt für *M. sphaerosporus* jedenfalls ein dauerndes Getrenntbleiben der Kerne an.

Besonders diskutiert wurden lange Zeit auch die Verhältnisse bei den Florideen. Hier hatte SCHMITZ (1883, S. 229) außer der normalen Befruchtung die Verschmelzung der jungen Zygote mit einigen rein vegetativen Zellen beschrieben, die er „Auxiliarzellen“ nannte. Die Zellfusionen schienen ihm von keiner prinzipiellen Verschiedenheit gegenüber denen im Befruchtungsakte zu sein. Und er scheute sich infolgedessen nicht, von einer zwei- bis mehrmaligen Befruchtung zu sprechen (s. a. T. JOHNSON 1892, S. 364 für *Stenogramme*, HAUPTFLEISCH 1892b, S. 335 für *Chylocladia* und S. 352 *Lomentaria*). OLTMANNS (1898b) hat jedoch in seinen klassischen Untersuchungen für *Dudresnaya purpurifera* und *coccinea*, *Gloeosiphonia capillaris*, *Callithamnion corymbosum* und *Dasya elegans* gezeigt, daß mit der

[1]) Aus diesen könnten evtl. die „Monstresporen“ werden, die bereits HEINRICHER (1883, S. 439) sah. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß wir es hier mit einer unvollständigen Segmentierung im Oogon zu tun haben.

[2]) VUILLEMIN beschreibt dabei, daß die Verschmelzungen successive vor sich gingen, indem immer nur zwei und zwei Nuclei auf einmal zusammenträten. Vielleicht degenerieren eben doch die einzelnen Paare bis auf eines, umsomehr als V. angibt, daß der endgültige Kern durch die fortwährenden Verschmelzungen weder besonders groß noch chromatinreich geworden sei.

Verschmelzung der Auxiliarzellen keine Kerncopulation verbunden ist, also mit einer echten Befruchtung nur eine ganz oberflächliche Ähnlichkeit besteht. HASSENKAMP (1902) bestätigte das für *Thuretella Shousboei* und andere Florideen. Bei der genannten Art hatte er sogar den Eindruck, daß die nicht copulierenden Kerne „einander zu fliehen“ scheinen. Dabei kann die Lebensfähigkeit der Auxiliarkerne noch erhalten bleiben, denn sowohl OLTMANNS wie HASSENKAMP geben an, daß sie sich trotz der „Invasion“ in ihre Zellen noch weiter teilen können. Bei den seitdem untersuchten Rhodophyceen bis auf die von Miß GR. A. DUNN (1917) studierten ist denn auch immer wieder das gleiche konstatiert. Die Kerne der „Trichogynen“ bei den Florideen, deren Existenz lange Zeit umstritten war (so wurden sie nicht gesehen von SCHMIDLE 1899 und OSTERHOUT 1900 bei *Batrachospermum*, sowie von KURSSANOW 1909 bei *Nemalion* und *Helminthora*; s. a. CLELAND 1919 für *Nemalion* in einigen Fällen), degenerieren vor der Befruchtung und kommen für eine Verschmelzung mit den ♂ Nuclei nicht in Frage.

Nur ausnahmsweise können zwei männliche Kerne zu einem Eikern treten. Dann sprechen wir von „Polyspermie“ (O. HERTWIG 1884), die namentlich für *Fucus* seit FARMER und L. WILLIAMS (1898, S. 632) bekannt und durch YAMANOUCHI (1909a, S. 185) eingehender untersucht wurde. Wir hörten oben bereits (s. S. 453), daß die erste Mitose des Zygotenkernes durch Mehrfachbefruchtung beeinflußt werden kann. Bei Eintritt von zwei ♂ Kernen sah YAMANOUCHI die Spindeln dreipolig, bei Eintritt von dreien vierpolig werden. Die Chromosomen werden dadurch also nicht auf zwei, sondern auf drei resp. vier Tochterkerne gleichzeitig verteilt. In letzterem Falle treten aber nicht nur vier, sondern sechs Spindelfiguren auf, weil außer zwischen den Ecken auch in den beiden Diagonalen des ungefähr rechteckigen Raumes der Gesamtteilungsfigur sich Fasersysteme ausbilden. v. NEUENSTEIN (1914, S. 66) weist darauf hin, daß diese sechs Spindeln einander nicht ganz gleichwertig sein können. Da 32 haploide Chromosomen vorhanden sind, würden bei dreifacher Befruchtung 128 Chromosomen zusammentreten, eine Zahl, die durch sechs nicht reinlich geteilt werden kann. Vier Spindeln werden je 21 und zwei je 22 Chromosomen befördern, wenn keine sonstigen Unregelmäßigkeiten vorhanden sind. „Ungelöst ist aber dann noch das Problem, wie die Chromosomen auf die Spindeln verteilt werden. Die Chromosomen, die auf einen Tochterkern kommen, müssen ja sowohl mütterliche als väterliche sein.“ Ich meine, daß der Zufall bei der Verteilung die größte Rolle spielen wird und verweise auf die Erfahrungen TH. BOVERIS (1902, 1907) an polysperm befruchteten Echinodermen. Gerade aus der Analyse der „Dreier“- und „Vierer“-Figuren konnte er ja hier eine qualitative Ungleichwertigkeit der Tochterkerne und damit der Chromosomen herleiten (s. Kap. 9d).

Auch bei *Protosiphon* (G. KLEBS 1896), *Chlamydomonas* (DANGEARD 1898), *Acetabularia* (STRASBURGER 1877), *Zygnema* (KURSSANOW 1911a), und *Ectocarpus* (BERTHOLD 1881, 1897, OLTMANNS 1899)[1]: s. viel-

[1]) OLTMANNS (1897) hatte hier auf eine mögliche Fehlerquelle aufmerksam gemacht. Es konnte nämlich vorkommen, daß ähnlich aussehende Flagellaten die Gameten verzehrten. Dann konnten scheinbare Copulationen resultieren.

leicht auch *Albugo* (NĚMEC 1910a, S. 435), ist gelegentlich Polyspermie beschrieben worden (s. die Résumés bei OLTMANNS 1905, S. 65 und A. ERNST 1918, S. 523). Über das Schicksal der Zygoten wie über die karyologischen Eigentümlichkeiten, die sich dabei zeigen, ist indes bis jetzt nichts bekannt geworden.

Jedenfalls wird die Polyspermie in der normalen Ontogenese keine Rolle spielen und ist darum scharf von den oben abgelehnten älteren Angaben über mehrfache Verschmelzung von Gametenkernen zu trennen.

Von Interesse ist, daß schon bei den Thallophyten der Grad der Verschmelzung ein sehr wechselnder sein kann. So lesen wir bei KLEBAHN (1892, S. 251), daß bei *Oedogonium Boscii* immer noch eine Zeitlang nach der Kernfusion der ♂ Kernanteil als gesonderter Komplex im Eikern erkennbar ist. Auch bei *Sphaeroplea* sah derselbe Forscher (1899) anfänglich noch eine gewisse Isolierung des ♂ Chromatins im Eikern, und STRASBURGER (1897c) findet es ähnlich bei *Fucus*. J. F. LEWIS (1909, S. 659) beschreibt gleiches für die Floridee *Griffithsia Bornetiana*. Sogar nach dem Eintritt in die erste Auxiliarzelle sollen die beiden Sexualkernanteile noch gut unterscheidbar sein. Bei *Dictyota* ist nach L. WILLIAMS (1904), bei *Polysiphonia* nach YAMANOUCHI (1906, S. 417) bei der auf die Copulation folgenden ersten Spindel in der Zygote eine Sonderung der beiderlei Kernanteile zu beobachten.

Vielleicht wird man in nicht zu ferner Zeit derartige Differenzen bei der Kernfusion auch physikalisch-chemisch verstehen lernen. Vorläufig können wir nur registrieren. Und da sehen wir meistens, daß kurz vor dem Copulationsakt die Nuclei sich so fest aneinanderpressen, daß sie „abgeplattet" erscheinen und an dieser Stelle die begrenzenden Membranen zuerst verschwinden. Seltener hören wir, daß bereits auf eine gewisse Entfernung hin die Kerne pseudopodienartige Ausstülpungen treiben (BERTHOLD 1880, 1886, S. 165 für *Derbesia*). Wir würden dann am besten auf lokale Veränderung der Oberflächenspannung infolge der Ausscheidung irgendwelcher Stoffe schließen. Gerade das angeführte Beispiel ist nun überhaupt irrig, denn DAVIS (1908) zeigte, daß es sich hier um Degenerationen von Nuclei handle, während Fusionen nie vorkämen („This point was studied with great care"). Ich lasse es dahingestellt sein, ob anderwärts der von BERTHOLD geforderte Fall realisiert ist.

Gerade bei den Thallophyten läßt sich ferner gut beobachten, wie alle nur denkbaren Verschiedenheiten bezüglich der Schnelligkeit der Kernvereinigung vorhanden sind. Während *Oedogonium* (KLEBAHN 1892) und *Fucus* (FARMER und L. WILLIAMS 1896) Beispiele dafür sind, daß die Fusion unmittelbar nach dem Eindringen des ♂ Kerns in die Eizelle vor sich geht, haben wir zahlreiche Fälle, bei denen das nicht der Fall ist. Bei *Vaucheria sessilis* dauert es nach OLTMANNS (1905, S. 64) „mindestens einige Stunden, bevor der ♂ Kern den Eikern erreicht hat" und bei der Phaeophycee *Asperococcus bulbosus* nach KYLIN (1918) 13—15 Stunden. DANGEARD (1901c, S. 31) sagt weiter für *Polytoma uvella*, daß die Kernvereinigung „assez tardive" sei, und für *Polyphagus Euglenae* (1900e, S. 252) findet er sie gar erst im Augenblick der Zygoten-Keimung realisiert. Bei manchen Peronosporaceen und Saprolegniaceen können die Sexualkerne unter Umständen wochen- und monatelang unvereinigt nebeneinander bleiben (s. z. B. WAGER

1900, RUHLAND 1903, TROW 1904, CLAUSSEN 1907, MÜCKE 1908b, MURPHY 1918), während die nahen Verwandten *Albugo candida*, *Albugo Portulacae* und *Peronospora Ficariae* (WAGER 1899) die Vereinigung sofort nach dem Eintritt der ♂ Kerne aufzeigen. Ferner bleiben bei *Monoblepharis* nach LAGERHEIM (1900), bei *Araiospora* nach KING (1903), bei *Olpidium* nach KUSANO (1912), vielleicht auch bei *Entomophthora* nach L. W. RIDDLE (1906a, b) die Nuclei lange „in Ruhe" nebeneinander. Bei *Basidiobolus* fusionieren nach RACIBORSKI (1896, S. 130; vgl. bereits CHMIELEWSKY 1888) die Kerne erst 12—14 Tage nach der Copulation.

Ganz besonders ist aber die Copulation bei gewissen Konjugaten verzögert. So kann es bei *Spirogyra* 3—4 Wochen, ja bei einigen Species vielleicht Monate dauern, bis sie erfolgt (KLEBAHN 1888, TRÖNDLE 1907, 1911, KARSTEN 1908). Dagegen hatten SCHMITZ (1879b) und E. OVERTON (1888) bei wieder anderen Arten baldige Kernfusion gesehen. Auch bei der naheverwandten *Zygnema* hatte DANGEARD (1909b) eine Verzögerung der Kernverschmelzung, KLEBAHN (1888) und KURSSANOW (1911a) unmittelbare Vereinigung der Nuclei gefunden. Ähnlich dürften die Dinge bei den Diatomeen variieren. Wahrscheinlich spielen die äußeren Verhältnisse doch eine größere Rolle dabei, als die einzelnen Autoren denken. Schon 1890 unterschied GOROSHANKIN bei *Chlamydomonas Braunii* eine „beschleunigte" und eine „verzögerte" Kernfusion und meinte, daß die Außenfaktoren darauf von Einfluß sind. Ferner beschrieb OLTMANNS (1898a) für *Coleochaete pulvinata*, daß hier nach der Befruchtung die Nuclei bald dicht aneinandergepreßt sind, bald lose nebeneinander liegen. Und RACIBORSKI (1896, S. 130) gibt an, daß man bei *Basidiobolus* den Copulations-Prozeß durch Austrocknen der Nährlösung etwas beschleunigen könne. „Schon in drei Tagen (anstatt in 12) haben manche Zygoten nur einen Kern." Gerade bei dieser Gattung hörten wir ja oben (S. 463), daß unter Umständen eine Kernverschmelzung auch völlig ausbleibt.

Eine Sonderstellung nimmt die früher zu den „Hemiasceen" gestellte, jetzt mit BUCHOLTZ (1911) als Phycomycet zu betrachtende Gattung *Endogone* ein. *E. Ludwigii* hat freilich in ihren reifen Zygoten schon copulierte Kerne, aber *E. lactiflua* läßt die Vereinigung erst vornehmen, wenn sich in dem Embryo eine neue Tochterzelle gebildet hat. Die Fusion ist somit hier bis zur nächsten Zellgeneration verspätet.

Bei den Eumyceten ist dann dieser Modus der anfänglichen Nichtverschmelzung nicht nur nicht die Regel geworden, sondern es findet sich oft eine sehr große Reihe von Zellen mit den Abkömmlingen der unverschmolzenen Nuclei hier vor. Wir berührten das oben (S. 225, 295) bereits kurz, als wir von den „konjugierten Kernen" sprachen.

Bei den Ascomyceten, bei welchen wir oft noch eine typische Befruchtung durch echte Geschlechtskerne haben, war dieses Zusammenbleiben der beiden Kerne durch eine größere Zellfolge anfangs ganz übersehen. Der erste Entdecker einer Sexualitätsäußerung vermittelst Übertritts von Antheridialkernen ins Ascogon, HARPER, meinte vielmehr eine doppelte Kernverschmelzung annehmen zu sollen, eine erste unmittelbar nach dem Eintritt ins weibliche Organ, eine zweite im jungen Ascus (HARPER 1895b, 1896 für *Sphaerotheca* und *Erysiphe*, 1900a

für *Pyronema*, 1905 für *Phyllactinia*, vgl. auch 1910, DALE 1903 für *Gymnoascus*, BLACKMAN und FRASER 1905a für *Sphaerotheca*, CLAUSSEN 1905 für *Ascodesmis* usw.). Dieser Modus wurde sodann von fast allen Mykologen als giltig angenommen[1]). Nur DANGEARD (1896c, 1897, 1903a, b, 1907) und seine Schule (z. B. auch WINGE 1911) sowie W. H. BROWN (1909b, 1910b, 1911b, 1915) opponierten und ließen allein die „zweite", von DANGEARD selbst (1894c, 1895a) entdeckte Kerncopulation gelten. Das war zwar richtig; aber die Autoren begingen den Fehler, die von der Gegenseite gelehrte Beteiligung der ♂ Geschlechtsorgane und den von ihnen schon früher festgestellten Übertritt der ♂ Kerne ganz leugnen zu wollen. BROWN glaubte dabei, daß einzelne Stämme von *Pyronema* sich nach HARPER, andere nach DANGEARD verhalten sollten, daß also gewissermaßen innerhalb der Art eine „Parthenogenesis" vorhanden sein könne oder nicht (s. a. weiter unten). Erst CLAUSSEN (1907, 1912) gelang es indes für *Pyronema*, die Wahrheit bezüglich der Befruchtung herauszufinden[2]) (Fig. 314, 315). Darnach war von HARPER allein verkannt worden, daß die ♂ Kerne im Ascogon nicht verschmelzen, sondern nur nebeneinander in Paaren liegen bleiben[3]). Gleiches beschrieb auch CLAUSSENS Schüler SCHIKORRA (1909) für *Monascus* entgegen DANGEARD (1903a), BARKER (1903a), IKENO (1901a,

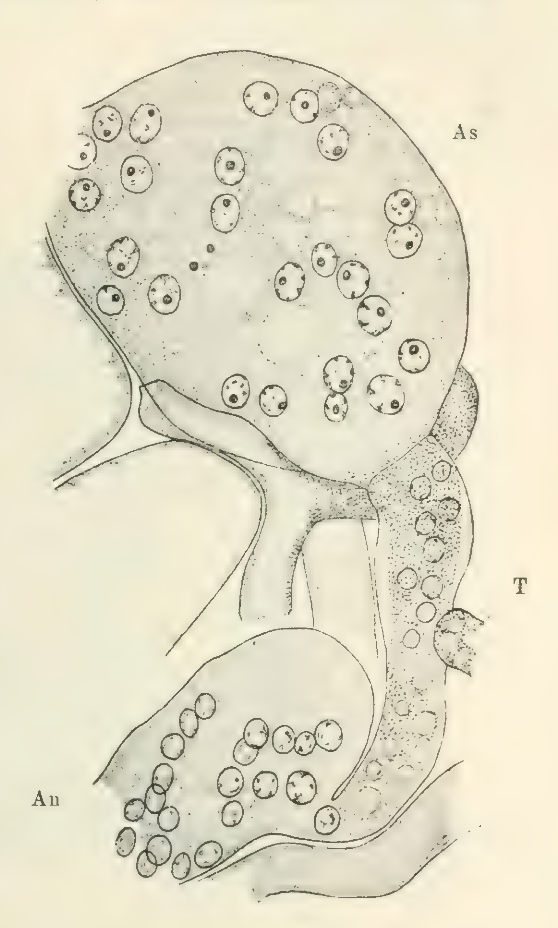


Fig. 314. *Pyronema confluens.* Die Verbindung zwischen Antheridium (An) und Trichogyne (T) ist hergestellt. Die Trichogynkerne bereits in Degeneration und von denen des Ascogons (As) in der Form verschieden. Vergr. 1750. (Nach CLAUSSEN.)

[1]) Man vergleiche die ältere Literatur in den guten Zusammenfassungen bei CLAUSSEN (1906) und GUILLIERMOND (1908c u. 1913).

[2]) Bereits 1895 hatte RACIBORSKI an HARPER geschrieben, daß es sich vielleicht in der sogen. „ersten" Copulation nur um ein Aneinanderlagern zweier Kerne handeln könne. Doch vermochte er noch nicht, seine Vermutung zu beweisen (vgl. RACIBORSKI 1896, S. 132).

[3]) HAECKER (1895b, 1902) hat etwas derartiges für andere Fälle als „Gonomerie" bezeichnet. Sie ist nach ihm, wenngleich weniger ausgeprägt, auch sonst im Pflanzen- und Tierreich vorhanden (vgl. a. RÜCKERT 1895).

1903c), H. P. KUYPER (1905) und OLIVE (1905b). Und ähnlich deuten andere neuere Autoren, so RAMLOW (1914) für *Ascophanes*, KILLIAN (1917) für *Venturia* und (1920) für *Dothidella* die Sachlage. Trotzdem sind durchaus noch nicht alle Forscher einverstanden, denn es ist HARPERS (1896, S. 661) ausdrückliche Angabe für *Sphaerotheca* noch nicht aufgeklärt, wonach alle Zellen der askogenen Hyphen

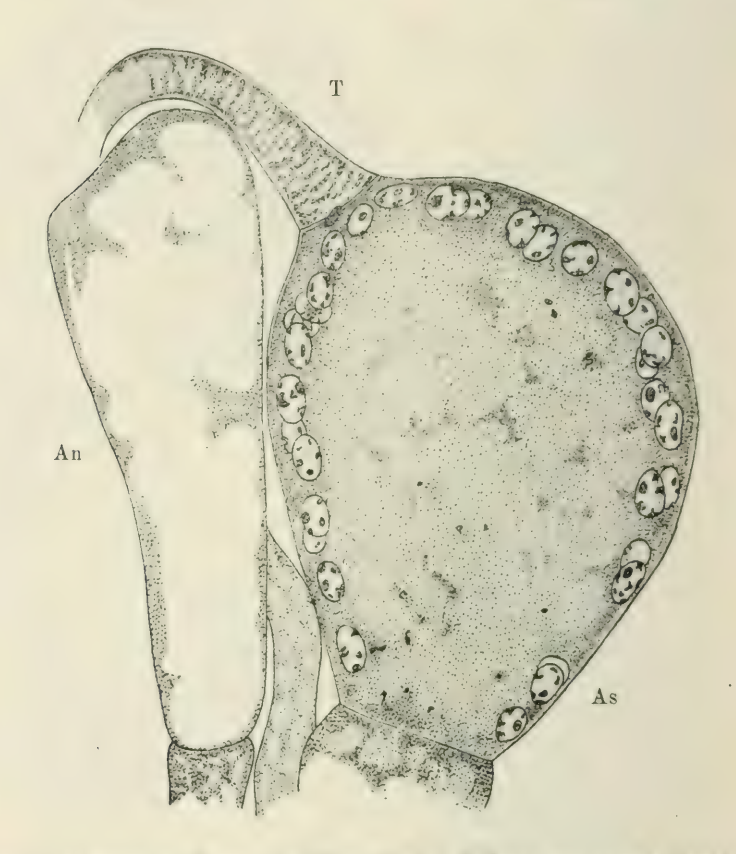


Fig. 315. *Pyronema confluens.* Der Übertritt der ♂ Kerne aus dem Antheridium (An) ins Ascogon (As) ist erfolgt; Antheridium völlig geleert. Auch in der Trichogyne (T) ist der lebende Inhalt nahezu geschwunden. Im Ascogon liegen die ♂ und ♀ Nuclei in Paaren. Vergr. 2140. (Nach CLAUSSEN.)

einkernig sind. Haben sich nachträglich Wände zwischen den beiden Kernen eines „Paares" gebildet? Oder aber liegen, was wahrscheinlicher ist, die beiden Nuclei so dicht zusammen, daß sie für einen gehalten wurden? Die Angaben der FRASERschen Schule über die zweimalige Kernfusion (s. oben S. 290, 385) und die dadurch bedingte „Brachymeiosis" haben wir bereits zurückgewiesen. Es existiert also mit ziemlicher Sicherheit nur die „Fusion Dangeardienne" (VUILLEMIN 1907), nicht auch daneben die „Fusion Harpérienne". Und die Zerlegung des Copulationsaktes in eine Phase des Kernübertritts in die

Eizelle und eine erst viel später erfolgende Fusion zweier Abkömmlinge dieses ersten Kernpaares im Ascus dürfte wohl überall Gültigkeit haben. Aber alle neueren Ascomyten-Forscher stimmen auch mit CLAUSSEN (1912) darin überein, daß nicht nur (auf eine hier nicht genauer zu schildernde Art und Weise) durch Auswachsen der herabgekrümmten Hyphenenden, der „Hakenspitzen", die Möglichkeit mehrfacher Ascusbildung gegeben ist, sondern auch, daß durch Zellfusionen in Form von „Schnallenbildungen", wie wir sie bei den Basidiomyceten kennen lernen werden, zwischen der Spitze der askogenen Hyphen und einer „Stielzelle" des Ascus weitere Ascus-Mutterzellen entstehen können.

Im einzelnen ist für eine Systematik der Ascomyceten von Interesse, daß es Reihen gibt, bei denen nur ein ♂ und ein ♀ Kern im jungen Ascogon nebeneinander zu liegen kommen (so *Sphaerotheca* und *Erysiphe* HARPER 1895b, 1896, BLACKMAN und FRASER 1905, *Phyllactinia* HARPER 1905, — vielleicht auch *Pleospora* nach CAVARA und MOLLICA 1907 —) und solche, bei denen mehrere Paare von sexuell determinierten Nuclei zusammentreten. Wir haben damit einen Fall von „Coenogameten"- oder „Gametangien"-Fusion, wie wir ihn oben (S. 465) für Mucoraceen und Peronosporaceen kennen lernten.



Fig. 316. *Polystigma rubrum.* Oben das vielkernige Antheridium (An), unten das jetzt durch Eintritt eines männlichen Kerns zweikernig gewordene Ascogon (As). (Nach NIENBURG.)

Gewissermaßen ein Übergang zwischen beiden Typen ist *Dipodascus*, bei dem sowohl im Antheridium wie im Ascogonium viele Kerne vorhanden sind, aber von vornherein je einer unter ihnen sich durch seine Größe auszeichnet und damit seine Prädestination, als Sexualkern zu funktionieren, zu erkennen gibt (JUEL 1902a, DANGEARD 1907).

Einen anderen Übergangstyp repräsentiert *Polystigma* (NIENBURG 1914), bei der ein vielkerniges Antheridium und nur ein einkerniges Ascogon als Nachbarzellen in einem Hyphen-Faden vorhanden sind (Fig. 316). Welcher von den ♂ Kernen hier in das Ascogon eindringt, ist lediglich Zufall. Potentiell scheinen alle gleich befähigt zu sein, als Sexualkerne zu fungieren. Sowie ein Nucleus eingedrungen ist, beobachtet man sofort eine starke Vergrößerung und Veränderung der Struktur an ihm. Ja die beiden Sexualkerne sind schließlich, wie unsere Figur zeigt, gleich groß geworden.

Absolute Gleichheit in der Ausbildung der Antheridien und Ascogonien haben wir endlich bei *Dothidella Ulmi* nach KILLIAN (1920). Auch hier handelt es sich um zwei Nachbarzellen eines Hyphenfadens, die sich von einem bestimmten Augenblick an stärker vergrößern und 2—3kernig werden. Nur aus dem Überwandern der Nuclei von der

einen in die andere Zelle kann man schließen, das die erstere das ♂, die letztere das ♀ Organ darstellt[1]).

Die Zahl der zwischen dem Ascogon und dem Ascus liegenden Zellgenerationen kann in weiten Grenzen wechseln. Daß diese aber bei den höheren Ascomyceten ganz ausfallen können, wie das KILLIAN (1918) für *Cryptomyces Pteridis* anfangs glaubte, ist seitdem von dem gleichen Autor (1920, S. 546) als Irrtum erkannt worden. Die Gruppen der Endomycetaceen und Sacharomyceten werden uns allein solch ganz vereinfachte Typen liefern. Wir werden die Einzelheiten aber wohl besser weiter unten im Zusammenhange erörtern, wenn wir die Fälle abweichender Geschlechtsäußerung durchnehmen.

Und das gilt auch für die große Gruppe der Basidiomyceten inklusive der parasitischen Uredineen und Ustilagineen. Entweder haben wir, wie bei den Uredineen, noch die ♂ Sexualzellen als „Spermatien" ausgebildet, aber sie funktionieren nicht mehr und sind durch ♀ Zellen ersetzt, oder aber wir haben eine Copulation „vegetativer Zellen" vor uns, d. h. von solchen, die sich äußerlich von anderen somatischen Zellen nicht mehr unterscheiden und jedenfalls in bestimmten Geschlechtsorganen nicht mehr angelegt werden. Eine Rückbildung der Sexualität ist somit überall vorhanden. Was uns veranlaßte, hier überhaupt schon diese Pilzgruppen zu erwähnen, war die Tatsache, daß auch bei ihnen die beiden zusammentretenden Kerne niemals sofort miteinander fusionieren, sondern wie bei den Ascomyceten längere Zeit als „Synkarion" (MAIRE 1902) nebeneinander liegen bleiben und sich durch „konjugierte Teilungen" teilen. Die Fusion geht erst in der jungen Basidie vor sich. Wir können die Basidiomyceten mithin als eine Parallelreihe zu den Ascomyceten auffassen, bei denen die Rückbildung besonderer Geschlechtsorgane, die bei diesen schon begonnen hat, restlos durchgeführt ist. —

Wenden wir uns jetzt zu den Archegoniaten, so wäre gleich zu Anfang zu sagen, daß die Phänomene, die bei der Befruchtung vorhanden sind, einheitlicher als bei den Thallophyten verlaufen. Sowohl bei den Bryo- wie den Pteridophyten haben wir in weitaus den meisten Fällen die Vereinigung besonders geformter Spermatozoïden mit den Eizellen. Es scheint sogar, daß unter Umständen die Cilien samt den Blepharoplasten in letztere hineingelangen können, wenn auch meist angegeben wird, daß zuvor noch ein „Ausschlüpfen" der ♂ Kerne aus den zugehörigen Cytoplasmaanteilen erfolgt. Die Vereinigung der beiderlei Kernanteile geht so vor sich, daß ein Einbohren resp. ein Eingepreßtwerden des ♂ Kernes in die ♀ erfolgt[2]). Die Sonderung der beiderlei Kernanteile kann bald restlos verwischt sein. W. R. SHAW (1898b) verfolgte näher, wie das vor sich geht. Fig. 317 zeigt uns das Aussehen des Zygotenkerns in verschiedenen Stunden nach der Befruchtung. Freilich ist eine genaue Zeitangabe deshalb unmöglich, weil er nur die Zeiten vom ersten Eintritt des Spermatozoids

[1]) Man könnte aber ebenfalls, wie KILLIAN betont, den *Dothidella*-Typus bereits mit dem weiter unten zu besprechenden Uredineen-Typus vergleichen, bei dem wir von einer Vereinigung zweier ♀ Zellen sprechen.

[2]) Für die Moose sei speziell auf die Arbeiten von GARBER (1904) und BLACK (1913) für *Riccia*, K. MEYER (1911) für *Corsinia*, GRAHAM (1918) für *Preissia (Chomiocarpon)*, WOODBURN für *Reboulia* verwiesen.

in die Eizelle, nicht in den Eizellkern messen konnte. Trotzdem dürfte die Figur ein instruktives Bild von weiter fortschreitender Kernvereinigung geben. Auch YAMANOUCHI (1908b) in seiner sehr eingehenden Schilderung für die Befruchtung von *Dryopteris mollis* stellte fest, daß die Sonderung in zwei Chromatinanteile sehr bald völlig geschwunden ist. CAMPBELL (1894, S. 9) dagegen sah für *Marattia Douglasii*, daß noch eine Zeitlang im Zygotenkern zwei Nucleolen als Anzeichen der beiden Kernanteile vorhanden waren, „and a quite distinct division line, showing that the identity of the two conjugating nuclei had not been lost".

Noch weiter dürfte *Riella Clausonis* gehen, bei der nach KRUCH (1891) gar jeder der beiden haploiden Gametenkerne in die Prophasen einer neuen Teilung treten kann, bevor eine Vereinigung erfolgt. Die Chromosomen hatten sich jedenfalls in beiden Nuclei deutlich gesondert.



Fig. 317. *Onoclea sensibilis.* Verschiedene Phasen der Abgrenzung von ♂ und ♀ „Chromatin" im Befruchtungskern. a 3 Stunden, b 14 Stunden, c 60 Stunden nach der Befruchtung. Vergr. 1200. (Nach W. R. SHAW.)

Und manchmal ist dies wenigstens bei den ♂ Kernen ausgeprägt, wird aber durch die Veränderungen, die die Kernform erfährt, wieder verwischt (s. z. B. GUIGNARD 1889b für *Pilularia globulifera*, D. S. JOHNSON 1914b für *Monoclea Forsteri*).

Polyspermie wird von MOTTIER (1904b) und WOODBURN (1907) für *Onoclea* angegeben. Ob aber mehrfache Kerncopulationen analog denen bei *Fucus* (s. oben S. 468) vorkommen, erfahren wir nicht.

Für die Gymnospermen kennen wir nur noch ausnahmsweise Spermatozoiden als ♂ Sexualzellen, wie wir seit HIRASE (1897[1]) für *Gingko*), IKENO (1898a, b für *Cycas*), WEBBER 1897a, b, c, 1901 für *Zamia*), CHAMBERLAIN (1910a für *Dioon*, 1912a für *Ceratozamia*) wissen (vgl. auch die Zusammenstellung bei COULTER und CHAMBERLAIN 1910). Interessant ist namentlich die genaue Schilderung der Kernvereinigung, die IKENO für *Cycas* gab (Fig. 318). Der Eikern biegt sich darnach an der Spitze leicht ein, und an dem Teile des Nucleus, der den „Boden dieser Vertiefung" überzieht, sieht man eine dichte feinkörnige Substanz sich ansammeln, wohl bedingt durch die starke Krümmung der Oberfläche. So entsteht eine „Empfängnishöhle", in die der ♂ Nucleus immer tiefer eindringt (a). Dieser wächst darauf (b) zu „wurzelartiger Verlängerung" aus, welche sich in kurze Zweige spaltet. Schließlich ist die ♂ Kernmasse ganz in die des ♀ viel größeren Nucleus diffundiert und hat äußerlich ihre „Individualität" verloren. Daß nachher auch die ♂ Chromosomen sich zwischen den ♀ befinden müssen,

[1]) 1895 (S. 311) hatte er den wahren Charakter der Zellen noch nicht erkannt.

lehrt bereits die Tatsache, daß der Spermakern bei seinem Eindringen in zwei oder mehrere Anteile zerreißen kann. Ganz ähnlich wie *Cycas* verhalten sich wohl auch die übrigen Gymnospermen mit Spermatozoiden. Bei *Stangeria* sah CHAMBERLAIN (1916) wie IKENO (1901b) schon früher bei *Gingko* nur ein längeres Selbständigbleiben der beiderlei Chromosomen und möchte im Anschluß daran eine Art heterotype Teilung ausgelöst sein lassen. Wir glaubten das jedoch oben (S. 368) bereits zurückweisen zu sollen.

Die Coniferen haben durchweg unbewegliche ♂ Kerne[1]), welche sicher nur passiv durch den Pollenschlauch zur Eizelle herangeschafft werden. Dieser entläßt in sie aber nicht nur die „generativen" Zellen, sondern häufig genug auch allerlei Inhalt sonst, selbst nicht mehr funktionierende Sexualkerne und den oder die vegetativen Nuclei. Freilich bleibt das „Nicht hierher passende" meist peripher liegen und der richtige männliche Kern schlüpft aus seiner Umhüllung heraus, um sich mit dem weiblichen zu vereinigen. So verhalten sich z. B. *Pinus* (FERGUSON 1901), *Thuja* (LAND 1902), *Taxodium* (COKER 1903b), *Picea* (MIYAKE 1903a), *Cryptomeria* (LAWSON 1904b), *Juniperus* (NORÉN 1907), *Libocedrus* (LAWSON 1907b), *Agathis* (EAMES 1913)[2]). Bei *Sequoia sempervirens* scheint dagegen von vornherein kaum Plasma ins Ei hineinzugelangen (LAWSON 1904a; s. a. LOTSY 1911, S. 108, 112, SHARP 1921, S. 294).

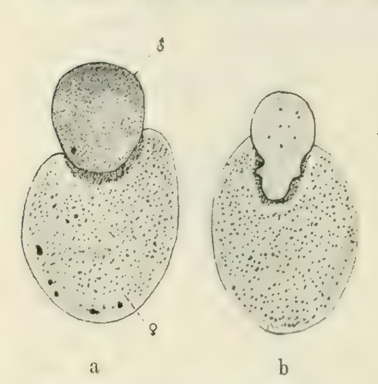


Fig. 318. *Cycas revoluta*. Successive Stadien der Kernverschmelzung im Sexualakte. Vergr. 80. (Nach IKENO.)

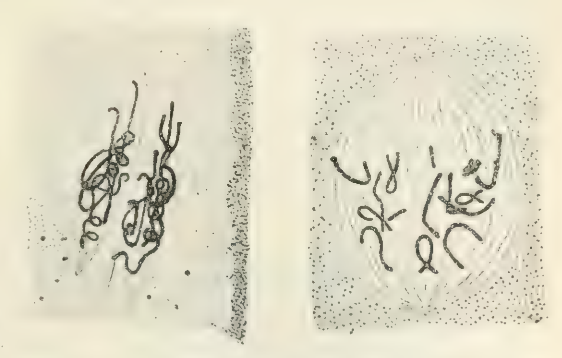
Bei *Taxodium* beobachtete gar COKER (1903b), daß noch die ganze ♂ Zelle zum Eikern geht und ihn an einer Stelle einfaltet. Und gleiches scheint auch für die Gruppe der Taxaceen und viele Cupressineen charakteristisch zu sein (s. COULTER u. CHAMBERLAIN 1910, S. 345). Ja die Reservestoffe der ♂ Zelle hüllen den Copulationskern ein und folgen ihm nach, wenn er in der großen Eizelle nach abwärts wandert. Auch sonst kann das mitgebrachte ♂ Plasma sich wie eine Art „schützende Scheide" um die copulierenden Nuclei lagern[3]) (z. B. *Sequoia* nach ARNOLDI 1900b, *Thuja* nach LAND 1902, *Taxodium* nach COKER 1903b, *Cryptomeria* nach LAWSON 1904b, *Torreya* nach ROBERTSON 1904b sowie COULTER und LAND 1905, *Cephalotaxus* nach COKER 1907a, *Libocedrus* nach LAWSON 1907b, *Phyllocladus* nach KILDAHL 1908, *Juniperus* nach NICHOLS 1910, *Agathis* nach EAMES 1913, *Taxus* nach DUPLER 1917 usw.). Bei *Araucaria* kann das ♂ Cytoplasma samt Inhalt nach BURLINGAME (1915) noch im älteren Proembryo durch eine Art Membran abgegrenzt sein.

[1]) BELAJEFF (1891) war der erste, der die generative Zelle hier richtig erkannte. Bis dahin war sie für die „vegetative" gehalten worden.

[2]) Hier wurden die zweiten ♂ Kerne zweimal noch unaufgelöst gesehen, als bereits die Befruchtung lange erfolgt und im Proembryo 3—4 Teilungen vor sich gegangen waren.

[3]) Ob die Kerne vorher aus ihm ausgeschlüpft sind oder nicht, spielt dabei also keine Rolle.

Die ♂ Kerne können sich während ihrer Wanderung in die Eizelle wieder etwas vergrößern. Doch ist das nicht überall vorhanden und auch prinzipiell gleichgültig. Völlig gleiche Größe zwischen ♂ und ♀ Nuclei wird z. B. bei *Sequoia* (LAWSON 1904a), *Cryptomeria* (LAWSON 1904b), *Juniperus* (NORÉN 1907), *Callitris* (SAXTON 1910a), *Cunninghamia* (MIYAKE 1911) angegeben.


Fig. 319. *Pinus Strobus*. Erste Teilung des Zygotenkerns. In den Spindeln sind ♂ und ♀ Chromosomen noch deutlich gesondert. Vergr. 472. (Nach FERGUSON.)

Die trennenden Kernmembranen bleiben zuweilen noch eine Weile bestehen, so längere Zeit bei *Libocedrus decurrens* (LAWSON 1907b), und selbst wenn sie geschwunden sind, sieht man gerade bei Coniferen häufig eine mehr oder weniger ausgeprägte „Gonomerie" (HAECKER 1895 b, 1902, RÜCKERT 1895, s. S. 471) für einige Zeit erhalten. Erleichtert wird das jedenfalls dadurch, daß sich die Kerne oft im „Spirem" befinden, mithin jeder für sich in die Prophasen einer Teilung eingetreten ist. Das beobachteten WÓYCICKI (1899) für *Larix*, BLACKMAN (1898), CHAMBERLAIN (1899), Miß FERGUSON (1901, 1904) für *Pinus* — s. Fig. 319 —, MURRILL (1900) für *Tsuga*, CAVARA (1900) für *Abies*, NORÉN (1907) und NICHOLS (1910) für *Juniperus*, MIYAKE (1911) für *Cunninghamia*, SAXTON (1913b) für *Tetraclinis*, HUTCHINSON (1915b) für *Abies*. Ja SAXTON (1913b) meint, daß ähnliches „doubtless true for most, if not all other Conifers" gelte[1]). Selbst bei *Callitris quadrivalvis*, wo im Ruhekern die „Vermischung" schon vollständig durchgeführt erscheint, werden noch zwei besondere Gruppen von Chromosomen gebildet. Bei *Pinus* (FERGUSON 1901, 1904, Fig. 320) kann sich der gonomere Zustand sogar bis zur zweiten, ja selbst zuweilen bis zur dritten Teilung des Zygotenkerns bemerkbar machen.



Fig. 320. *Pinus Strobus*. Zweite Teilung des Zygotenkerns. a getrennte Anlage der beiderlei Chromosomen in den frühen Prophasen, b im vorgerückten Stadium der Teilung, intranucleäre Spindelfasern bereits vorhanden. Vergr. 472. (Nach FERGUSON.)

[1]) Gilt das auch für *Sequoia*, bei der nach LAWSON (1904a) ein gemeinsames Kernreticulum sich nach der Vereinigung der Nuclei bilden soll? (vgl. a. SHARP, 1921, S. 295).

In späteren Mitosen dagegen erscheinen auch hier die Kernteilungs-Figuren einheitlich geworden. Für die von HUTCHINSON bei *Abies* (1915 b) behaupteten Anklänge an die Prophasen einer heterotypen Teilung gilt wohl das gleiche wie für *Stangeria* (s. oben S. 368, 476).

Im übrigen ist die äußerliche Vereinigung der beiden Sexualkerne bei den Coniferen verschieden beschrieben. In seltenen Fällen nur wird der ♂ Kern „so far forced in the wall of the female that it is almost completely enveloped by the latter", wie es LAWSON (1904 b) für *Cryptomeria japonica* oder (1907 a) *Cephalotaxus drupacea* angibt (Fig. 321). Aber besonders stark drückt doch der ♂ Kern auch sonst oft in den ♀ hinein. Und es ist kein Wunder, wenn dabei versucht ist, an osmotische Wirkungen irgendwelcher Art zu glauben, durch die das „Einsaugen" des männlichen Kernes ermöglicht ist. Wir hörten davon ja bereits bei den Cycadeen, und selbst bis auf die „wurzelähnlichen" Fortsätze ist ähnliches auch bei Coniferen beschrieben, so von ARNOLDI (1900 a) für *Cephalotaxus Fortunei*.

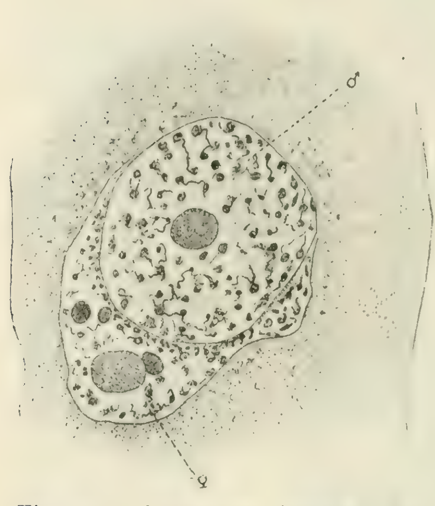


Fig. 321. *Cryptomeria japonica.* Vereinigung der beiden Sexualkerne; der ♂ wird so in den ♀ hineingezogen, daß ihn dieser weitgehend „einhüllt". Vergr. 1000. (Nach LAWSON.)

Doch dürfen wir nicht alles nach einem und demselben Schema erklären wollen, denn in anderen Fällen, wie bei *Pinus Banksiana* oder *P. Laricio* (COULTER 1897 a), wird umgekehrt der ♀ Kern nach der Seite hin, an der der ♂ liegt, in eine „papilla-like protuberance" ausgezogen. Und bei wieder anderen Arten beobachtet man nur ein einfaches Aneinanderlegen der beiden Geschlechtskerne und die allmähliche Resorption der Kernmembran zwischen ihnen. So ist's z. B. bei *Tsuga* (MURRILL 1900), und wie die ersten Veränderungen sich abspielen, mag mit des Autors eigenen Worten gesagt sein: „Instead of the even surface presented at the first contact of the nuclei, the membranes are now separated by numerous spherical granular areas, which tend to encroach on the cavity of the egg-nucleus and cause its membrane to show in crosssection a series of crenate folds." Bei den „special granules" wird dann die Kernmembran aufgelöst. Ähnliches sah wohl auch G. NICHOLS (1910, S. 230) bei *Juniperus*, wenn er an der Berührungsstelle der Kerne „a condensation of the substance" des ♂ Kernes beschreibt.

Während in vielen Fällen von den in einer Antheridialzelle ausgebildeten Nuclei schon ein Größenunterschied zwischen den beiden andeutet, daß nur einer, und zwar der größere, als Geschlechtskern funktionieren kann, haben wir bei manchen Coniferen-Gattungen, vor allem bei den Taxodineen und Cupressineen (s. Résumé bei LOTSY 1911, S. 201), Beispiele dafür, daß äußerlich die Kerne noch gleich groß und wohl auch gleich funktionstüchtig sind. Nur Miss ROBERTSON (1904 b)

meinte für *Torreya californica* und KILDAHL (1908) für *Phyllocladus*[1]), daß doch bereits eine physiologische Ungleichheit da sein könne.

Bei den Gnetales haben wir scheinbar auch eine Anzahl normal funktionstüchtiger ♀ Geschlechtskerne. Aber nicht, wie man das früher annahm, dürften alle wirklich in der Lage sein, den Eikern darzustellen, sondern nach PEARSONS (1916) und THOMPSONS (1916) neueren Studien für *Welwitschia* und *Gnetum* müßten wir wohl auch hier zum mindesten an physiologische Differenzen unter ihnen glauben. Die Kernvereinigung selbst scheint bei *Gnetum* nur zögernd, bei *Welwitschia* (PEARSON 1909) rasch vor sich zu gehen; nach der Befruchtung waren die beiden

Fig. 322. *Lilium Martagon.* Doppelbefruchtung. Die männlichen Kerne schraubenförmig. (Nach GUIGNARD aus WARMING-JOHANNSEN.)

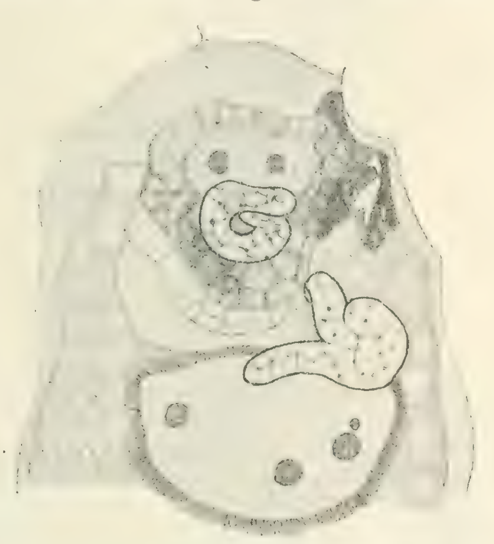


Fig. 323. *Fritillaria tenella.* Scheitelpartie des Embryosacks kurz vor der Befruchtung. Ein Spermakern ist gerade in die Eizelle eigedrungen, dahinter die unveränderte Synergide, rechts die „zerstörte Synergide". Der zweite Spermakern neben dem bereits verschmolzenen Endospermkern. Vergr. 700. (Nach S. NAWASCHIN.)

Chromatinanteile nicht mehr zu unterscheiden (THOMPSON, S. 163). Daß bei *Welwitschia* die beiden ungleich großen ♂ Kerne trotzdem noch beide funktionieren sollen, worauf S. NAWASCHIN und FINN (1913) in ihrer Zusammenfassung hinweisen, will mir dagegen nicht so sehr einleuchten, nachdem für *Ephedra* bereits LAND (1907) gezeigt hatte, wie hier trotz äußerer Gleichheit eine physiologische Ungleichheit besteht.

Bei den Angiospermen haben wir als neues Moment die „Doppelbefruchtung" von Eizell- und Endospermnucleus[2]). Und das Eigenartige

[1]) Miss M. YOUNG (1910) bestreitet hier übrigens auch die tatsächliche äußere Gleichheit.

[2]) Auf die Theorie von PORSCH (1907), welche die Kluft zu den Gymnospermen überbrücken möchte, sei erst weiter unten hingewiesen.

dabei ist, daß letzterer selbst auch aus 2 Kernen hervorgegangen ist, nach Zutritt eines ♂ Kernes somit ein „triploider“ Gewebecomplex resultieren muß. Unmittelbar haben wir diesen also neben dem diploiden Embryo. Ersterer aber, das „Endosperm“ besitzt nur kurze Lebensdauer. Es hat einzig und allein „die Aufgabe“, für den jungen Embryo Nährstoffe aufzuspeichern und fällt früher oder später diesem zum Opfer.

Diese Doppelbefruchtung wurde erst längere Zeit nach völliger Aufhellung der sonstigen morphologischen Verhältnisse im Embryosack entdeckt. S. NAWASCHIN (1898b und 1900) und GUIGNARD (1899a, 1900a b, 1901 a—d, 1902a b, 1904), ferner SARGANT 1899, 1900, LAND 1900, E. M. THOMAS 1900 b, STRASBURGER (1900 b[1])), SHIBATA 1902a[1]), FRYE 1903, waren die ersten Forscher, die darauf hinwiesen. In Fig. 322 haben wir ein Übersichtsbild über den ganzen Embryosack; die beiden wurmförmigen ♂ Kerne heben sich scharf von den kugelförmigen ♀ des Embryosackes ab. Und in Fig. 323 ist der obere Teil des Embryosackes bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Wir sehen wieder scharf die beiden ♂ Kerne, und es fällt uns auf, wie von den Zellen des Eiapparates die rechtsgelegene Synergide degeneriert ist, während die andere hinter der Eizelle gelegene ganz normal blieb. Das ist die Regel bei den Angiospermen, denn man glaubt mit mehr oder weniger Berechtigung, daß die Synergiden die Aufgabe haben, bei der Befruchtung in irgend einer Weise mitzuwirken (daher der Name). Man sieht jedenfalls, daß der Pollenschlauch meist in eine Synergide eindringt und ihren Inhalt zerstört, um sich darauf sofort nach der Eizelle zu begeben. Seltener werden zuvor beide Synergiden vernichtet, z. B. nach FRISENDAHL 1912, S. 48, manchmal bei *Myricaria germanica*, nach DAHLGREN 1916, S. 33, bei *Primula officinalis*, nach STOLT 1921, S. 46, bei *Menyanthes trifoliata*. Warum erst der Umweg über die Synergiden gewählt wird, ist eigentlich kaum klar, Vermutungen über irgendwelche Ausscheidung von Stoffen, die „anlockend“ auf den Pollenschlauch wirken, sind ohne strengen Beweis geblieben. Und es gibt sicherlich Fälle, in denen auch die Synergiden beide zur Zeit der Befruchtung intakt geblieben sind (vgl. z. B. LAGERBERG 1909, S. 57, STOLT 1921, S. 32).

Wir wissen jetzt auch, daß die sonderbare zwiefache Befruchtung ganz allgemein bei den Angiospermen vorhanden ist. Nur ausnahmsweise dürfte allein ein ♂ Kern in den Embryosack dringen (so nach SCHAFFNER [1896, 1897 a] bei *Alisma* und *Sagittaria*, nach WIEGAND [1900] bei *Potamogeton*, nach COOKE und SCHIVELY [1904] bei *Epiphegus Virginiana*, nach YORK [1913] bei *Dendrophthora gracile*, nach SUESSENGUTH [1920, S. 17], bei *Dioscorea sinuata*), denn hier wurde entweder ein ♂ Kern dauernd im Pollenschlauch gesehen oder das Endosperm hatte trotz vorheriger Fusion der beiden Polkerne diploiden Charakter.

Die Art und Weise, wie die beiden Sexualkerne sich vereinigen, ist genau so wenig kausal aufgeklärt, wie bei den Gymnospermen. Auch scheint sie ebensowenig wie dort immer nach dem gleichen Schema zu verlaufen. So können die Nuclei im Moment der Kopulation flach nebeneinander liegen, aber es kann auch der ♂ in den ♀ eine Einstülpung getrieben haben. Die Idee S. NAWASCHINS (1909), daß jedes Mal der

[1]) Diese studierten zuerst die Doppelbefruchtung im Leben (bei einigen Orchideen und *Monotropa*).

sich in den ♀ „einbohrt“, ist durchaus nicht bewiesen. Auch ist wieder von Interesse, daß sich die Sexualkerne häufig vereinigen, wenn sie in Vorbereitung zu einer Prophase sind (GUIGNARD 1890, S. NAWASCHIN 1898b, A. ERNST 1902, s. Fig. 324, PACE 1907, 1909, NOTHNAGEL 1918, WENIGER 1918 [1]) usw.). In selteneren Fällen können selbst sämtliche Kerne im Embryosack in Prophase sein, wenn er anfängt, in die „Befruchtungsreife“ zu treten (PACE 1907 für *Cypripedilum*, s. Fig. 325). Daß es kaum von prinzipieller Bedeutung ist, dürfte daraus hervorgehen, daß bei ein und derselben Species Verschiedenheiten in dieser Hinsicht bestehen können, so bei *Fritillaria pudica* nach SAX (1916, 1918).

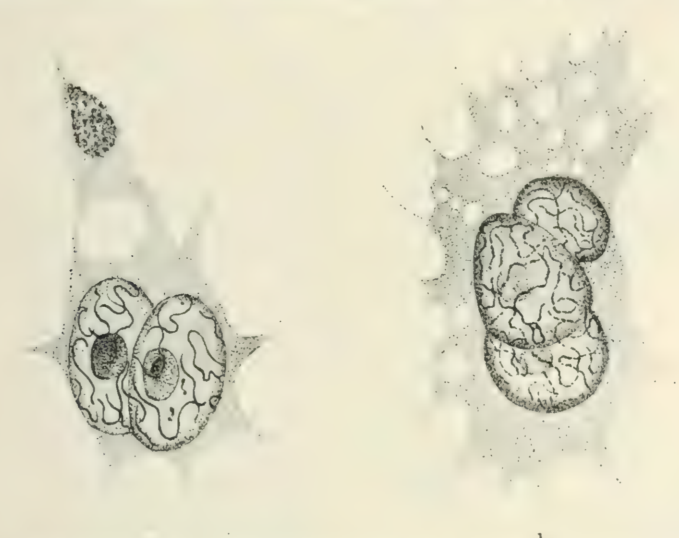


Fig. 324. *Paris quadrifolia.* „Polkernbefruchtung“. a Die beiden Polkerne im „Spirem“, der ♂ Kern noch etwas von ihnen entfernt; b die beiden Polkerne mit dem inzwischen größer gewordenen ♂ Kern in engem Kontakt, kurz vor der Verschmelzung. Alle drei Kerne im Spirem. Vergr. 750. (Nach A. ERNST.)

Eine Zeitlang hatte sich ein Streit erhoben, ob man überhaupt berechtigt sei, von einer „Doppelbefruchtung“ zu sprechen, da der Charakter des Endosperms doch so sehr von dem des Embryos abwiche. GUIGNARD (1899 a) wollte infolgedessen hier nur eine „Pseudofécondation“ sehen, STRASBURGER (1900 b) unterschied zwischen „generativer“ und „vegetativer“ Befruchtung, ohne zu bedenken, daß der zweite Terminus eigentlich eine „contradictio in adjecto“ enthalte. Wir dürfen wohl mit GOEBEL (1898/1902, S. 743) sagen, daß die Nomenklaturfrage ziemlich „unwesentlich“ ist. „Ich habe in dem Vorgang, seit er bekannt wurde, stets nur eine Einrichtung sehen können, welche eine Weiterentwicklung des Endosperms nur für den Fall sichert, daß eine Embryobildung eintritt.“ Die wenigen Fälle von parthenogenetischen Endospermen (s. oben S. 250) kommen demgegenüber nicht in Betracht. Und ganz besonders, worauf NĚMEC (1910 a), W. N. JONES (1918) und SAX (1918) hin-

[1]) Diese wollte für *Lilium* das gleiche Verhalten der Chromosomen in der Zygote annehmen wie CHAMBERLAIN (1916) für *Stangeria* und HUTCHINSON (1915 b) für *Abies* (s. a. S. 368).

weisen, wird es für Kreuzbefruchtung von Vorteil sein, wenn der Embryo nicht in rein „mütterlicher" Umgebung aufwächst.

Jedenfalls ist es selbstverständlich, daß mit dem zweiten ♂ Kern auch wie bei einer echten Befruchtung die charakteristischen Kernstoffe übertragen werden, die wir „Gene" nennen (s. Kap. 9 d). Darum kann man natürlich im Endosperm eine Art Schwester des Embryo, jedoch einen „monstrous sporophyte" sehen (D. F. JONES 1918a). Und die Aufklärung der „Xenien" durch CORRENS (1899, 1901b), DE VRIES (1899, 1900) und WEBBER (1900) bei *Zea Mays*, für die übrigens GUIGNARD (1901a) zuerst die tatsächliche Existenz der Polkern[1])-Befruchtung nachwies[2]), zeigte aufs klarste, daß in dem Erscheinen von übertragbaren „Eigenschaften" keine Differenz zwischen Embryo und Endosperm vorhanden ist; vgl. neuerdings besonders CORRENS (1921, S. 7). Auch schien zeitweise der Fall realisiert zu sein, daß der ♂ Kern allein im Embryosack blieb und sich weiter teilte, während die beiden Polkerne miteinander verschmolzen und sich unabhängig voneinander weiter teilten. Auf diese Weise sollten zwei Gruppen von Nuclei mit anderen „Eigenschaften" nebeneinander liegen und das Endosperm Mosaikcharakter erhalten (WEBBER 1900). Aber schon GUIGNARD bekämpfte diese Deutung, und sie ist wohl jetzt überhaupt aufgegeben (s. EMERSON 1915, SHARP 1921, S. 302). BARTLET (1916a) versucht die WEBBERsche Hypothese etwas umzugestalten, insofern er daran erinnert, daß die Teilung des Endospermkernes ja beginnen könnte, „before the constituent nuclei have lost their identity". Diese „incomplete triple fusion" müßte aber doch erst karyologisch festgestellt sein. Und auch WHEATERWAXs (1919b, S. 87) Annahme ist vorläufig rein hypothetisch, daß die erste Teilung des Endosperms bereits „heterotypic in a way" wäre. In den folgenden Teilungen sollen Unregelmäßigkeiten in der Chromosomen-Verteilung dazutreten.

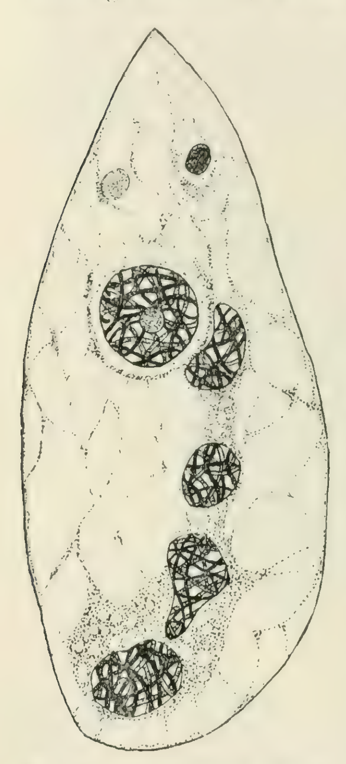


Fig. 325. *Cypripedilum parviflorum.* Sämtliche Kerne im Embryosack, incl. den männlichen, sind in Prophase. (Nach PACE.)

Sicher ist jedenfalls das eine, daß die beiden Polkerne, wie uns auch unsere Fig. 324 zeigt, vor dem Hinzutreten des ♂ Kernes nicht kopuliert zu sein brauchen. So können sie nach HERMS (1907) bei *Asimina triloba* 3 Wochen und mehr nebeneinander liegen. Bereits STRASBURGER (1879 a), A. FISCHER (1880) und GUIGNARD (1882 a)

[1]) Der Name Polkern stammt von A. FISCHER (1880).

[2]) Vgl. auch die neuere detaillierte Beschreibung bei WEATHERWAX (1919b); für die ♂ Kerne gibt sie eine „extremely diminutive size" an. Es ist also nicht richtig, wenn HAECKER (1921, S. 173) sagt, daß die Doppelbefruchtung für *Zea* noch nicht nachgewiesen sei.

brachten Beispiele dafür, daß die Vereinigung erst nach der Befruchtung erfolgen könne (freilich wußten sie damals noch nichts von der Doppelbefruchtung).

Und PORSCH (1907, S. 28) gibt eine ganz instruktive Übersicht, aus der man ersehen kann, daß alle denkbaren Kombinationen repräsentiert sind, also $(p_1 + p_2) + sp$; $(p_1 + p_2 + sp)$; $(sp + p_1) + p_2$; $(sp + p_2) + p_1$; endlich $sp + p_1$[1]), wenn nur ein Polkern vorhanden ist, also in den 4-kernigen Embryosäcken (vgl. oben S. 220). Aber auch sonst scheint in Ausnahmefällen der zweite Polkern für sich zu bleiben und sich unabhängig weiter zu teilen (CALDWELL 1899 für *Lemna*, GUIGNARD 1900d für *Nicotiana*, KARSTEN 1902 für *Juglans*, K. PETERS 1908 für *Convolvulus* und *Cuscuta*), doch wird es sich auch für die angegebenen Pflanzen sicher nicht um die Regel handeln.

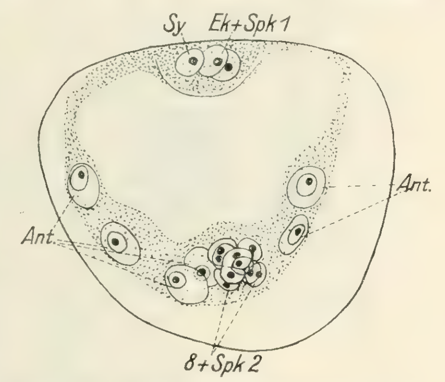


Fig. 326. *Peperomia magnoliifolia.* Embryosack mit acht fusionierenden Polkernen. Als neunter Nucleus liegt der zweite Spermakern (Spk 2) dabei. Ek = Eikern, Ant. = Antipoden. (Nach HÄUSER).

Äußere Umstände können offenbar den Zeitpunkt der Polkernfusion stark beeinflussen. So zeigte SHIBATA (1902a), daß bei *Monotropa uniflora* normal die Polkerne 2—3 Tage vor der Befruchtung verschmelzen, daß sie dagegen bei höherer Zimmertemperatur noch im Augenblick der Befruchtung getrennt daliegen.

In Fällen von „Parthenogenesis“ (Ooapogamie) scheint die Polkernfusion oft ganz ausbleiben zu können (TREUB 1898 und A. ERNST 1914 für *Balanophora*, JUEL 1900a für *Antennaria* usw.), in anderen Fällen ist sie aber auch wieder vorhanden (MURBECK 1901 für *Alchimilla*, 1904 für *Taraxacum*, STRASBURGER 1910b für *Elatostema sessile*, TAHARA 1921 für *Erigeron*). Und SCHNARF (1919) fand für *Hieracium aurantiacum*, daß bei ein und derselben Species Polkernvereinigung vorhanden sein oder fehlen kann. Das zeigt uns schon, daß wir irgendwelche principielle Bedeutung der Frage nicht beilegen können, zumal bereits MURBECK (1901) meinte, daß gleiches, wie wir es bei *Hieracium* fanden, wohl auch bei *Alchimilla* vorhanden sein wird.

Es ist jedenfalls nicht zulässig, das Ausbleiben einer Endospermbildung, wie es bei den Orchideen die Regel ist, mit einem Ausbleiben der Polkernbefruchtung in Beziehung zu bringen, wie S. NAWASCHIN (1900) anfangs dachte (vgl. schon MARSHALL WARD 1880a und später STRASBURGER 1900b, W. H. BROWN 1909c, W. H. BROWN und SHARP 1911, SHARP 1912a, AFZELIUS 1916 usw.). Und wenn bei der Mehrzahl der Orchideen und ebenso in der Familie der Podostemaceen (WENT 1908, 1910, 1912, W. MAGNUS 1913) kein, auch selbst kein „transitorisches“

[1]) Mit p_1 und p_2 werden die beiden Polkerne, mit sp der ♂ Kern bezeichnet. Eine Parenthese gibt an, welche Kerne gleichzeitig verschmelzen. Die außerhalb der Parenthese stehenden Kerne fusionieren dann später mit dem Copulationsprodukt der ersten beiden Nuclei.

Endosperm mehr gebildet wird, so können wir zur Erklärung wohl lediglich phylogenetische Gesichtspunkte heranziehen[1]).

Man hat den Eindruck, als ob die Zahl der Kerne, die sich zum Endospermkern vereinigen, ziemlich gleichgültig ist. Das sehen wir so recht in den Fällen, in denen wir es mit 16kernigen Embryosäcken zu tun haben (vgl. S. 221). So können bei *Peperomia hispidula* (D. S. JOHNSON 1907, 1914a) nicht weniger als 14 Kerne zusammentreten und miteinander copulieren, bevor ein ♂ Kern dazukommt[2]); bei anderen Peperomien sind es etwas weniger Nuclei, so bei *Pep. pellucida* (CAMPBELL 1899a, b, D. S. JOHNSON 1900b, 1902b) oder *Pep. magnoliifolia* (HÄUSER 1916) acht (Fig. 326), während bei *Gunnera* (A. ERNST 1908, SAMUELS 1912) sieben, bei den Penaeaceen-Gattungen *Sarcocolla*, *Penaea* und *Brachysiphon* gar nur vier (seltener bis zu sieben [STEPHENS 1909]) verschmelzen. Ebenfalls vier Polkerne haben wir bei *Euphorbia procera* (MODILEWSKI 1909a) und *E. virgata* (DESSIATOFF 1911), endlich bei *Pandanus* nur zwei (CAMPBELL 1911a), doch hat sich der untere Polkern schon vorher aus mehreren Kernen zusammengesetzt.

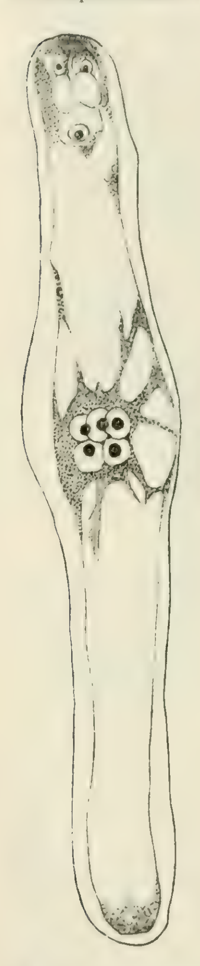


Fig. 327. *Alchimilla sericata*. Embryosack mit fünf Polkernen. Dafür fehlen die Antipoden. (Nach MURBECK.)

Gelegentlich können auch bei achtkernigen Embryosäcken mehr als die üblichen zwei Nuclei zum „sekundären Embryosackkern" fusionieren. Das beschrieben z. B. S. NAWASCHIN (1898a) für *Ulmus*, MURBECK (1901, 1902a) für *Alchimilla* (s. Fig. 327), CAMPBELL (1905b, S. 340) für *Nephthytis*, SCHMID (1906, S. 72) für *Pedicularis*, FRISENDAHL (1912) für *Myricaria*, PALM (1915, S. 92) für *Bellis* usw.

Wir hörten ja oben (S. 222), daß mitunter die Lage der Nuclei eine abnorme sein kann. Da entscheidet dann der Zufall, wie viele von den sich näher berührenden fusionieren. Der Grad der Selbständigkeit der einzelnen Kernanteile in den Verschmelzungsprodukten ist gleichfalls sehr verschieden. Im ganzen finden sich für die Angiospermen Angaben nur selten, daß die ♂ und ♀ Komplexe länger unterscheidbar sind, was wir bei den Gymnospermen so oft sahen. GUIGNARD (1890) und E. OVERTON (1891) für *Lilium*, IKEDA (1902) für *Tricyrtis*, A. ERNST und CH. BERNARD (1912a) für *Burmannia*, SAX (1918) für *Fritillaria* und *Triticum* seien hier genannt.

So gleichgültig nun die Zahl der Kerne zu sein scheint, die im Endospermkern zusammentreten, so genau wird im allgemeinen bei der „echten", d. h. der Eikern-Befruchtung darauf vom Organismus geachtet, daß wirklich nur zwei Kerne mitein-

[1]) Ausnahmsweise kann Endosperm auch in anderen Familien fehlen, so beschreibt es TREUB (1911) für die Guttifere *Garcinia Kydia*.

[2]) Die Befruchtung wurde übrigens niemals direkt gesehen, was D. S. JOHNSON ausdrücklich betont (1914a, S. 370).

ander fusionieren. Ausnahmen kommen freilich auch bei den Blütenpflanzen genau so vor wie bei Thallophyten und Archegoniaten. Dodel (1891) fand solches gelegentlich bei *Iris sibirica*, Němec (1912) bei *Gagea lutea*, M. Ishikawa (1918) bei *Oenothera nutans*, die mit *O. pycnocarpa* bestäubt war (Fig. 328). Aber es ist bisher noch nicht gezeigt worden, daß aus Mehrfachbefruchtung lebensfähige Embryonen hervorgehen können.

Wir werden weiter unten (Kap. 9b) darauf noch näher zurückkommen. Und wir werden später (Kap. 9d) auch die theoretische Seite der Frage anschneiden, ob außer den ♂ Kernen im Befruchtungsakt

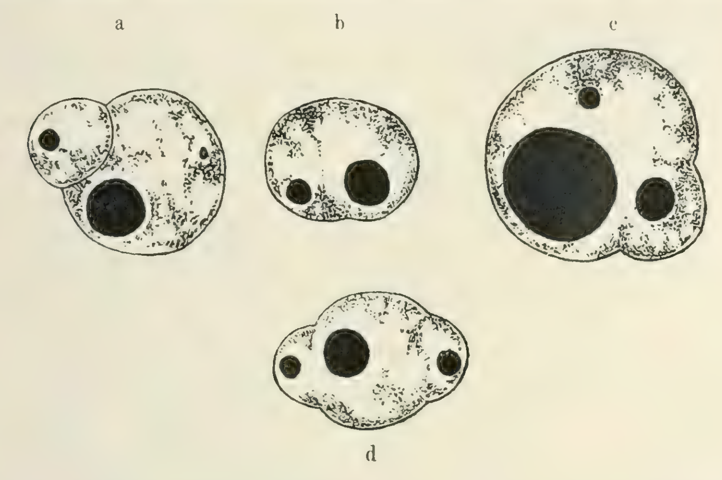


Fig. 328. *Oenothera nutans* ♀ × *pycnocarpa* ♂. Verschiedene Fusionsstadien der Geschlechtskerne: a—b des Kerns der Eizelle mit einem ♂ Kern, c des sekundären Embryosackkerns mit einem ♂ Kern, d des Kerns der Eizelle mit zwei ♂ Kernen. Vergr. 2320. (Nach M. Ishikawa.)

etwas Cytoplasma mit Plastiden in die Eizelle übertragen wird. Aus den Erfahrungen der Erblichkeitslehre werden wir geneigt sein, zu folgern, daß zwei Typen existieren, einer, bei dem das tatsächlich der Fall ist, und ein zweiter, bei dem ausschließlich der Kern in die Eizelle eintritt. Die morphologischen Daten dürften das unterstützen. *Naias* (Guignard 1901b), die Solanaceen (Guignard 1901d, 1902a), *Lepidium* (Guignard 1902b), *Peperomia pellucida* (D. S. Johnson 1900b), *Ruppia* (Murbeck 1902b), *Helodea densa* (Wylie 1904), *Saxifraga* (Juel 1907), *Parnassia* (Pace 1912), *Gagea* (Němec 1912), *Myricaria* (Frisendahl 1912), *Plumbagella* (Dahlgren 1916) usw. ließen um die ♂ Kerne entweder stets noch eine ganze abgegrenzte Zelle erkennen oder doch wenigstens eine deutliche „Eigenhülle". Und Herrig (1919) wies darauf hin, daß in künstlichen Pollenkulturen von *Butomus umbellatus* oder *Echeveria Desmetiana* stets noch ganze ♂ Zellen erhalten blieben. Bei dem unter gleichen Verhältnissen kultivierten Pollen zahlreicher Amaryllidaceen dagegen fanden sich nur nackte ♂ Kerne. Schürhoff (1919b) verfolgte neuerdings, wie sich die generative Zelle im Pollenschlauch auflöst, so daß ein abgegrenzter Bezirk nicht mehr übrig bleibt. Manchmal wurde ja auch,

wie wir hörten (S. 331), das gesamte Plasma zur Spindelbildung „verbraucht“. Und zahllos sind die Fälle, in denen die ♂ Kerne entweder schon im Pollenschlauch, oder aber bei Copulation mit der Eizelle völlig nackt, ohne jede Spur von Eigenplasma, daliegen können. Wir nennen z. B. die Funde von GUIGNARD (1882b) bei *Neottia*, *Lilium* (s. Fig. 322) (1899a), *Tulipa* (1900a), Ranunculaceen (1901c) und Malvaceen (1904), STRASBURGER (1884a) bei *Convallaria* und *Polygonatum*, (1888) bei *Chlorophytum* und (1910b) bei *Urtica* (Fig. 329), HALSTEDT (1887) bei *Sambucus*, J. B. SCHAFFNER (1896) bei *Alisma* und (1897a) bei *Sagittaria*, MOTTIER (1898a), KÖRNICKE (1906), S. NAWASCHIN (1910) und WELSFORD (1914) bei *Lilium*, MURRILL (1900) bei *Silphium*, SHATTUCK (1905) bei *Ulmus*, SHOEMAKER (1905) bei *Hamamelis*, JUEL (1907) bei *Pirola*, LAGERBERG (1909) bei *Adoxa*, S. NAWASCHIN (1909) bei *Fritillaria* (s. a. Fig. 323), FRISENDAHL (1912) bei *Myricaria*[1]), v. FABER (1912a) bei *Coffea*, H. SCHNEIDER (1913a) bei *Thelygonum*, WINGE (1914) bei *Humulus*, DAHLGREN (1916) bei *Primula*, SAWYER (1917) bei *Iris*, OTTLEY (1918) bei *Impatiens*, SAX (1918) bei *Triticum*, SCHOCH (1920) bei *Burmannia*. Wenn LUNDEGÅRDH (1910a, S. 292), NĚMEC (1910a, S. 475), sowie MORGAN, STURTEVANT, MULLER und BRIDGES (1915, S. 108) demgegenüber generell anzweifelten, ob man mit unseren Hilfsmitteln überhaupt auch nur in einem einzigen Fall beweisen könnte, daß keine Spur von ♂ Cytoplasma in die Eizelle mitgeführt würde, und A. MEYER (1920, S. 406) kategorisch erklärte, daß, „was jede genauere Untersuchung gezeigt hat, um den Kern stets eine Hülle von homogenem Cytoplasma“ vorhanden sei, so scheint mir die Skepsis gegen die Beobachtungen der oben genannten Autoren zu weit gegangen[2]). Allgemeine Raisonnements (LUNDEGÅRDH 1912b, S. 55), daß es jedenfalls „ökonomischer“ sei, wenn auch das ♂ Plasma zur Eizelle komme, scheinen mir ebensowenig am Platze. Wir werden durchaus nicht leugnen (s. a. Kap. 9d), daß diese Ökonomie



Fig. 329. *Urtica dioica.* Oberer Teil des Embryosacks mit dem Eiapparat und dem sekundären Embryosackkern. Die beiden kleinen ♂ Kerne deutlich ohne Eigenplasma. Vergr. 1600. (Nach STRASBURGER.)

[1]) Hier waren auch etwa vorhandene überzählige ♂ Kerne, die nicht zur Befruchtung kamen und bis zur Eikerngröße heranwachsen konnten, deutlich ohne Eigenplasma.

[2]) Auch SHARP (1921, S. 299), der auf dem gleichen Boden wie wir steht, sagt aber: „It would be a matter of extreme difficulty to demonstrate conclusively that in passing through the egg membrane the male nucleus is absolutely freed of all adhering cytoplasm or chondriosomes; and it must be admitted that such a demonstration has not yet been given in any case“.

„auch" realisiert ist. Aber wir behaupten, daß sie in vielen Fällen fehlt und daß wir sonst kaum wo einen Fall im ganzen organischen Reich in gleicher Schönheit haben, in dem nur die ♂ Kerne beim Sexualakt übertragen werden können. Schlechthin beweisend sind uns auch jene Fälle, in denen das übertretende ♂ Cytoplasma sofort als „Fremdkörper" von der Eizelle resp. dem Zygotenkern verdaut wird. So konstatierten W. H. BROWN (1908, 1910a), daß bei *Peperomia Sintenisii*, und NĚMEC (1912), daß bei *Gagea lutea* ♂ Cytoplasma sogar in den Copulationskern eingeschlossen werden konnte (Fig. 330)[1]. Es wurde bald völlig homogen und dürfte dann keine „lebende" Substanz mehr enthalten. Die Annahme von BROWN dagegen, daß das Cytoplasma ohne weiteres als „Karyoplasma" übernommen wird, ist jedenfalls unbegründet (vgl. Kap. 2), trotzdem sie auch für Miß

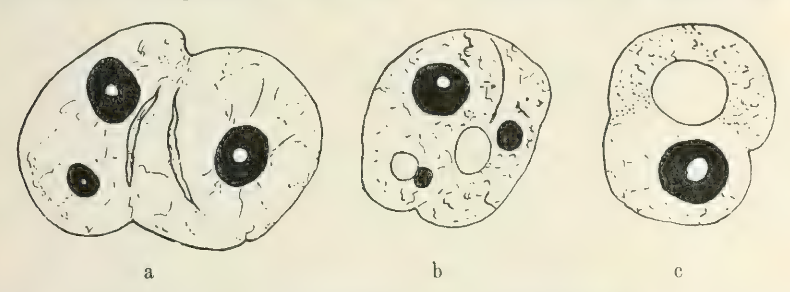


Fig. 330. *Gagea lutea.* a Copulationskern mit cytoplasmatischen Inclusionen; b—c Kerne mit Vacuolen, die aus ersteren entstanden sind. (Nach NĚMEC.)

FERGUSON (1913) „convincing" ist. Vielleicht ist der Fund von A. ERNST und CH. BERNARD (1912a) bei *Burmannia Championii* in gleicher Richtung zu deuten, wonach an der Oberfläche des Copulationskernes hier „häufig eine dunkler als das umgebende Cytoplasma gefärbte Masse" liegt, die als „zellfremd" gedeutet werden und degenerierendes ♂ Plasma darstellen könnte. Und wo wirklich Eigenplasma in die Eizelle mitgenommen wird, da kann unter Umständen der ♂ Kern unmittelbar aus diesem „ausschlüpfen" (s. a. S. 476 für die Gymnospermen). S. NAWASCHIN und FINN (1913) haben das bei *Juglans*, TSCHERNOYAROW (1915) bei *Myosurus* ausdrücklich beschrieben (vgl. auch die Zusammenfassung bei M. ISHIKAWA 1918, S. 292).

Endlich mag für die Angiospermen, wie wir das früher schon für andere Pflanzenklassen taten, noch extra darauf hingewiesen werden, daß hier sehr oft die Größe der ♂ Kerne beträchtlich hinter der der ♀ zurücksteht. Als Extrem vergl. man unsere Figur 329, die STRASBURGER (1910b) für *Urtica dioica* brachte. Hier ist der ♂ Kern kleiner als selbst der Nucleolus des Eikerns. Trotzdem besitzt er die gleiche Zahl von Chromosomen. Vererbungstheoretisch liefern uns solche Beispiele schöne Stützen für die Unwichtigkeit von Kernform und -Größe bei der Übertragung der Gene (Kap. 9).

Aber das kann jetzt nur gestreift werden. Allein wir glaubten doch schon jetzt wenigstens die sich hier ergebenden physiologischen

[1]) Für die Polkernfusion des ooapogamen *Erigeron annuus* gibt TAHARA (1921, S. 34) das gleiche an.

Probleme andeuten zu sollen, da wir hier nach Beendigung unserer morphologischen Betrachtung der Kerncopulationen im Sexualakte uns die allgemeine Frage vorlegen wollen, warum dieser überhaupt „notwendig“ geworden ist. Warum also findet sich rhythmisch in jedem normalen Entwicklungsgange einer Pflanze von den höchststehenden bis weit in die Protisten hinab irgendwo eine Verschmelzung zweier „verschieden gestimmter“ Kerne, die wir als ♀ und ♂ bezeichnen?

Man hat lange Zeit die Erklärung darin gesehen, daß man sagte, durch die Copulation würde erst eine Entwicklung der Zellen angeregt. Diese ist häufig in der Tat mit ihr verbunden, aber sie kann nicht das wesentliche sein, da ja oft gerade nach einem Befruchtungsvorgang ein Ruhestadium eintritt (vgl. auch KNIEP 1919b)[1]. Zweitens meinte man, durch die Sexualität würde eine „Verjüngung“ des Organismus erreicht. Im Anschluß an die Erfahrungen bei Protozoen, die von Zeit zu Zeit in besonderem „depressivem Stadium“ eine „Konjugations-Epidemie“ erleiden müssen, wenn sie nicht untergehen sollen, hatte namentlich BÜTSCHLI (1876; vgl. ferner MAUPAS 1888) diese Idee weiter ausgebaut (siehe für die Sexualzellen speziell POPOFF 1915). R. HERTWIG (1902a, b, 1903a, b) suchte das nach der Richtung zu erreichen, daß er auf die verschiedenen Kernplasmarelationen (vgl. S. 106) hinwies, die in ♂ und ♀ Sexualzellen vorhanden sind. Nur durch die Verschmelzung der genau aufeinander in ihren Mengenverhältnissen abgestimmten Geschlechtszellen könnte nach ihm eine weiteres Wachstum ermöglichende Proportion zwischen Karyo- und Cytoplasma wieder hergestellt werden. Dagegen läßt sich aber u. a. mit H. WINKLER (1913, S. 635) anführen, daß man z. B. von den Eiern einer *Cystosira* einen beträchtlichen Teil des Cytoplasmas fortschneiden, also das Massenverhältnis der Kernplasmarelation beträchtlich zugunsten des Kernes verschieben kann und trotzdem das Ei noch nicht entwicklungsfähig gemacht zu haben braucht. Auch „dauernde Parthenogenesis“ müßte nach R. HERTWIG bei Organismenklassen, die schon einmal die Sexualitätshöhe erklommen hatten, unmöglich sein. A. ERNST (1918) möchte solche freilich ja am liebsten auf vorher stattgehabte Bastardisierung zurückführen, aber H. WINKLER (1920) zeigte für tierische Objekte, daß das hier sicher nicht überall zutrifft, und schließlich würde sogar bei Annahme von ERNSTs Erwägungen das Erhaltenbleiben der „neuen Kombination“ auf ausschließlich parthenogenetischem Wege noch nicht erklärt sein.

Ferner sprachen die alten Erfahrungen gegen die Notwendigkeit einer periodisch wiederkehrenden Kernfusion im Sexualakt, nach welchen sich viele Individuen anscheinend unbegrenzt durch Stecklinge vermehren lassen. Wir brauchen nur an unsere Obstbäume, an Kartoffeln und an Zuckerrohr zu denken, wo solche Weiterzucht in der Praxis

---

[1] Als Ausnahme kommt dies selbst bei Blütenpflanzen vor, so tritt nach DAHLGREN (1915a) und HEIMANN-WINAWER (1919) bei *Colchicum autumnale* die im Herbst befruchtete Eizelle erst im nächsten Frühjahr in Teilung (s. a. S. 251). Eigentlich müssen wir bereits W. HOFMEISTER (1861, S. 697) als den Entdecker dieser Tatsache nennen, aber es war dann vorübergehend die sexuelle Entstehung des Embryos angezweifelt worden.

fast ausschließlich geübt wird[1]) (vgl. auch neuerdings speziell ENSIGN [1919] für *Citrus*). Wir brauchen uns ferner nur daran zu erinnern, daß *Helodea canadensis* seit fast einem Jahrhundert in Europa rein vegetativ vorkommt und daß *Acorus Calamus* gar vor einer Reihe von Jahrhunderten in unser Klima aus den Tropen eingeführt wurde (MÜCKE 1908a) und üppig wächst, trotzdem Frucht- und Samenbildung bei uns ausgeschlossen sind. Wenn wir aber ein Abtrennen von Stecklingen oder eine Vermehrung auf rein vegetativem Wege so auffassen, daß damit eigentlich keine neuen „Individualitäten" begründet werden, so würden wir die angeführten Beispiele in die gleiche Kategorie tun können wie den altberühmten Fall der *Sequoia gigantea*, von der wir wissen, daß ein und dasselbe Individuum 4000 Jahre alt werden und ungezählte Zellgenerationen an ihren Vegetationspunkten durch Teilung neu erzeugen kann. Aber wir würden damit noch nicht das wesentliche unseres Problems berühren.

Darum hat man sich speziell an die niederen Organismen mit ihrem weniger komplizierten Entwicklungsgang gemacht. Speziell WOODRUFF und ERDMANN (1914), s. a. ERDMANN und WOODRUFF (1914) vermochten für das Infusor *Paramaecium* dauernde „Unsterblichkeit" bei Ausschluß jeder Konjugation durch Hunderte von Generationen zu erhalten. Jedes Mal bildeten sich die Tochterzellen zu all dem Spezifischen um, dessen die Art unter „normalen" Bedingungen überhaupt fähig zu sein scheint. Und doch zeigte karyologisches Studium, daß selbst dieses Beispiel den „Verjüngungsgedanken" noch nicht ausmerzte, denn gerade der Kernapparat wurde — in hier nicht näher zu erörternder Weise — verjüngt[2]), und dabei traten Erscheinungen auf, die wir als Ersatz für eine echte Befruchtung in der Form der „Parthenogenesis" bald kennen lernen werden.

Aber bei einem weniger spezialisierten Protisten, der Protococcale *Eudorina elegans* hat neuerdings M. HARTMANN (1918a, c, 1921) bewiesen, daß sich über 1300 Zellgenerationen rein agam und ohne alle Anklänge an die Kernumformungen von *Paramaecium* ziehen lassen, sofern nur die äußeren Faktoren für die Weiterentwicklung dauernd günstig blieben. Schon durch G. KLEBS' (1896) Forschungen an andern Chlorophyceen war das Resultat sehr wahrscheinlich geworden.

Ganz das gleiche ist sodann von BLAKESLEE (s. 1920) auch für die Mucoracee *Phycomyces* gezeigt worden, bei der bisher in 242 agamen Generationen eine Verkümmerung in keiner Weise wenigstens bei der „+ Rasse" zu beobachten war. Dagegen war, wohl auch weil die Lebensbedingungen sich schließlich zu sehr verschlechtert hatten, die „—Rasse" von *Mucor Mucedo* schießlich ausgestorben.

---

[1]) Freilich wäre daran zu erinnern, daß gerade hier mit der Zeit sich „Degenerationserscheinungen" ausbilden könnten, die in ihrem Wesen noch unaufgeklärt sind. H. WINKLER (1920, S. 137) betont jedoch mit Recht, daß es sich um keine allgemeinen Degenerationen dabei handele, sondern nur um die besonders „hochgezüchteter" Organe.

[2]) Diese Verjüngung wird aber nach JOLLOS (1916) wohl schließlich auch auf äußere Faktoren zurückgeführt werden können, da er schon jetzt durch Milieu-Veränderung experimentelle Variationen des „Rhythmus" erreichen konnte. — Ebenso steht KÜSTER (1921) steht offenbar diesem Verjüngungsgedanken nahe, wenn er die Hypothese aufstellt, daß der „Tod" stets durch Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte zustande kommt. Das leugnen wir ja auch nicht, das würde aber noch nicht erklären, warum sich als Reaktion darauf die Sexualität eingestellt hat.

Und wir müssen also wieder zu unserer Frage zurückkehren. Warum hat sich denn im Organismenreich eine Sexualität herausgebildet? Wir können als „Erklärung" sicherlich auch nicht jene finalen Raisonnements gelten lassen, daß dadurch (bei Vereinigung genotypisch verschiedener Individuen) die Variations- und Kombinationsmöglichkeiten für die Zusammensetzung der Nachkommenschaft erst geschaffen werden. Denn die Weiterbildung des „Stammbaumes" kann nur ein „Ziel", aber keine „Ursache" des Sexualitätsauftretens sein (vgl. auch M. HARTMANN 1918 a, S. 353, 1918 c). Wenn sich freilich einmal die neue Einrichtung durchgesetzt hatte, so mußte sie sich so praktisch erweisen, daß sie immer weiter entwickelt wurde (BAUR 1919, S. 347) und die sexuellen Organismen gegenüber den asexuellen in einen starken „Vorteil" kamen.

Sofern wir also nicht überhaupt eine Beantwortung vertagen wollen, bleibt uns kaum etwas anderes übrig, als mit BÜTSCHLI (1887—1889)[1], SCHAUDINN (1905, S. 33), M. HARTMANN (1909b, 1915, S. 292, 1918a, c), DOFLEIN (1916, S. 278ff.) und G. HERTWIG (1921) eine neue Hypothese aufzusuchen. Und die wäre, daß ein durch den Befruchtungsakt etwa während der Ontogenese verlorengegangener Zustand wieder hergestellt werden müsse. Die „Stoffergänzungstheorie", der auch wir uns anschließen, fordert nicht nur Aufheben quantitativer Differenzen von Kern- und Plasmamengen im Sinne von R. HERTWIG (1903 a b, 1908 usw.) sondern solcher qualitativer Natur[2].

Jede Zelle muß ursprünglich als „bisexuell" aufgefaßt werden — wir werden (Kap. 9 d) sehen, wie dazu auch die neueren Vorstellungen der exakten Erblichkeitslehre passen —, und sie verliert erst im Laufe ihrer Phylogenie oder Ontogenie etwas von den im Kern lokalisierten und das Geschlecht bedingenden Stoffen. Dadurch bekommt die Kernsubstanz die Fähigkeit (G. HERTWIG 1921, S. 58) „in männlicher oder weiblicher Richtung zu reagieren"[3]. Und auf die Dauer verlangt bei den meisten Organismen, namentlich bei den Diöcisten, aber auch bei Monöcisten und Zwittern, vor der Ausbildung der jeweiligen Sexualzellen der Körper eine „Ergänzung". Diese wird am vollständigsten erreicht, wenn zwei ganz extrem gewordene Zellen zusammentreten[4]. Alle Einzelheiten erscheinen mir noch zu früh, so auch wohl der Gedanke

[1]) Vgl. S. 1636—1643, insbesondere 1642—43. Angeregt war er dabei, wie er selbst angibt, durch seinen Freund, den Botaniker ASKENASY, der in Zu- resp. Abnahme von „Chromatin" einen ersten Anfang in qualitativer Differenzierung sah.

[2]) Eigentlich sind schon VAN BENEDEN und NEYT (1887) die Väter derartiger Gedankengänge. Denn sie sagen, die Hauptsache bei der Befruchtung wäre, „un remplacement dans la substitution d'un demi-noyau fourni par le mâle et introduit par le spermatozoide, à un demi-noyau éliminé par l'oeuf sous forme de globules polaires". Die Ergänzung von einer Kernhälfte, die die Verf. nur irriger Weise durch unmittelbare Vorgänge vor der Ausbildung des ♀ Sexualkernes als notwendig geworden erachten, ist also ihnen die Hauptsache bei der Befruchtung. Die Kernverschmelzung wäre demgegenüber nur „un phénomène tout accessoire et en quelque sorte accidentel".

[3]) G. HERTWIG vertritt insbesondere die Ansicht, daß noch nicht die Nuclei resp. die Chromosomen sexuell determiniert sind, sondern dies erst die Geschlechtszellen durch die Wirkung der in den Kernen enthaltenen Gene werden. So würde die Kernfusion „auf dem Wege über das Plasma" ermöglicht sein.

[4]) Daß damit auch eine Art „Verjüngung" verbunden sein kann, leugnet selbst M. HARTMANN nicht (1921, S. 268), vgl. auch SHARP (1921, S. 137). Aber diese braucht nichts für die Copulation Specifisches zu sein. Sehen wir doch ähnliche mit karyoplasmatischen Regulationen verbundenen Verjüngungen auch bei Encystierung (JAHN 1919). Vgl. dazu oben S. 108.

von SPEK (1920, S. 89), daß durch den Befruchtungsakt die Erneuerung der Zellteilung, die durch den immer steigenden Salzgehalt bedingt ist, deshalb verhindert wird, weil nun „durch einen Entmischungsprozeß der Eikolloide“ eine gewisse Menge von Salzen entfernt wird. Selbst die Idee M. HARTMANNS, in den ♂ Zellen und Kernen mehr die „Teilungskomponente“, in den ♀ mehr die „trophische“ ausgeprägt zu finden, dürfte nicht für alle Fälle passen, ja vielleicht nur nebensächliches berühren. In das Wesen der Sache werden wir erst später eindringen, wenn wir die GOLDSCHMIDTschen (1920 a b) Vorstellungen über die Geschlechtsdifferenzierungen näher behandeln (Kap. 9 d). Eine Sonderung der Stoffe, wie wir sie hier bei der Reduktionsteilung kennen lernen werden, scheint schon jetzt nicht in allen Fällen zu genügen. Wie wir im Einzellfall klassifizieren sollen, muß jedesmal experimentell geprüft werden (vgl. besonders KNIEP 1919 a, S. 281).

Die Forderung erscheint uns jedenfalls unabweislich, daß in gewissen Fällen auch während der vegetativen Zell- und Kernteilungen sich Veränderungen in den „Kernstoffen“ allmählich bemerkbar machen, die schließlich als Ausgleich die Kopulation notwendig herbeiführen. Diese Veränderungen könnten schon durch quantitative Änderungen in der Produktion bestimmter Kernstoffe die qualitative Verschiedenwertigkeit der Zellen hervorrufen, von der wir oben sprachen. Und es könnte dadurch, was M. HARTMANN der experimentellen Prüfung empfiehlt, z. B. unter Umständen ein Zellfaden einer *Spirogyra*, der bei einer Kopulation der Individuen A und B als ♂ fungierte, bei einer solchen von A und C zum ♀ werden. Wenn CUNNINGHAM (1917) bei seiner *Sp. inflata* sieht, wie in einzelnen Fäden einmal die einzelne Zelle zur ♀ und die benachbarte zur ♂ wird, so werden wir unseres Erachtens besser mit dieser eben entwickelten Vorstellung auskommen, als mit der Annahme einer „hinausgeschobenen Reduktionsteilung“, die der Autor vertritt, wodurch die Zellen diploid geblieben wären.

THURSTON (1919) hat für die Conjugaten nähere Daten über solch seitliche Fusionen zusammengestellt und 29 verschiedene Arten von *Spirogyra*, 4 von *Mougeotia*, 3 von *Zygnema*, 1 von *Mesocarpus* und 1 von *Temnogametum* aufgeführt, bei denen sich die Nachbarzellen sexuell different zu verhalten scheinen.

Die Schwierigkeiten würden hier ohne weiteres behoben sein, wenn diese Form der sexuellen Differenzierung prinzipiell anders zu erklären wäre als die sonstige und mit „quantitative differences in the rate of protoplasmic activities“ zusammenhängen würde. Das hält wenigstens Miß MERRIMAN (1920) für möglich, und sie sucht durch Messungen der Zellgröße von conjugierenden *Spirogyra*-Gameten zu erweisen, daß die ♀ Gameten immer größer seien als die ♂ und die Vergrößerung nur durch stärkeren Wassergehalt erreicht wird[1]).

---

[1]) Sie stützt sich dabei auf Daten von O. RIDDLE (1914, 1920 usw.). Dieser Forscher glaubt bekanntlich bei Vögeln an „metagame“ Geschlechtsbeeinflussung und suchte für Taubeneier zu zeigen, daß hier bei denjenigen, die Männchen ergeben, ein größerer Wassergehalt und eine größere Menge von Oxydasen vorhanden wäre. Dadurch soll die Schnelligkeit der Verbrennung beeinflußt werden. Wo im Experiment nun ein verstärkter Stoffumsatz erreicht wird, da überlebten die ♂ Tiere besser, wo ein schwächerer da war, überlebten mehr ♀ Tiere. Ich kann auf die Arbeiten des Verf. aber hier nicht weiter eingehen (vgl. a. WITSCHI 1921).

Ich erwähne MERRIMANS Ansichten nur, ohne sie zu teilen. Wenn wirklich eine verschiedene „plasmic activity“ vorhanden ist, so ist mir deren Determination durch nucleäre Fermente immer noch die wahrscheinlichste. Gerade für die in Verfolgung ähnlicher Gedankengänge von O. RIDDLE (1920) geforderten Oxydasen haben wir ja oben (s. S. 109) ihre nucleäre Herkunft eingehend diskutiert.

Ist so vielleicht *Spirogyra* als Beispiel einer „relativen“ Sexualitätsstimmung heranzuziehen, so müßten doch die von M. HARTMANN (1921, S. 271) ähnlich betrachteten Mucoraceen davon wahrscheinlich abgerückt werden. Denn im Gegensatz zu BURGER (1919), der eine solche Beweisführung, wie sie HARTMANN vorschwebt, für *Cunninghamella* glaubte erbringen zu können, zeigte BLAKESLEE neuerdings, daß jedenfalls für das Gros der Mucoraceen das keinesfalls zutrifft. Von Interesse war diese Pilzgruppe aber insofern, als sich hier exakt zeigen ließ, wie nicht immer das Vorhandensein eines bestimmten „Sexualstoffs“ mit der Größe der betreffenden Gamete Hand in Hand ging. Bei Ungleichwerden der ja im allgemeinen bei den Mucoraceen gleichgroßen Gameten (resp. Coenogameten) konnte meist die kleiner werdende Zelle mit der + Rasse Zygoten bilden. Wir würden somit die — Rasse als „♂“ bezeichnen. Bei *Zygorrhynchus heterogamus* war aber umgekehrt die + Gamete die kleiner gewordene, wäre also als ♂ anzusehen. Daß die + Rasse und ebenso die — Rasse der verschiedenen Mucoraceen aber untereinander den gleichen oder jedenfalls einen sehr ähnlichen „Sexualstoff“ zu besitzen scheinen, dürfte die Möglichkeit von intergenerischen Kreuzungen beweisen. Präcipitinreaktionen im Tierserum könnten hier vielleicht weiterführen.

Zu warnen ist jedenfalls vor der Annahme, daß die „♂ und ♀ Sexualstoffe“ bei den verschiedenen Organismenklassen identische sein müssen. Die Sexualität hat sich sicherlich in den einzelnen phylogenetischen Reihen unabhängig voneinander herausgebildet.

Und bleiben wir gleich bei den Pilzen, so erinnern wir vor allem an die neuen Forschungen KNIEPS (1919b) an Basidiomyceten, bei denen er polymer wirkende „Gene“ („Sexualstoffe“) für das Zustandekommen der einzelnen geschlechtlich differenzierten Rassen verantwortlich macht, also nicht nur je ein ♂ und ein ♀ „Gen“.

BLAKESLEE (1920) betont ausdrücklich, daß nach seiner Meinung die Beweglichkeit der einen Sorte von Geschlechtszellen im Gegensatz zur Ruhe der anderen sich erst sekundär herausgebildet hat. Dies morphologische Problem wäre aber geeignet das chemische zu verdunkeln, wenn sich das eine Mal die „+“, das andere Mal die „—“ Gene in den beweglichen (♂ genannten) Zellen befänden.

Weil nun unter Umständen bei den Organismen aus „bisexuellen“ Kernen sowohl der +, wie auch der — Anteil während der vegetativen Mitosen zurücktreten könnte, so könnte es dahin kommen, daß selbst Nuclei, die, morphologisch betrachtet, in „naher Verwandtschaft“ stehen, verschieden gestimmt sind und nun miteinander kopulieren. Besondere Sexualorgane resp. Sexualzellen wären dann gewissermaßen überflüssig geworden.

Solchen Abweichungen von einer normalen Geschlechtlichkeit begegnen wir bei allen Pflanzenklassen. Wir sprechen dann von verschiedenen Formen der „Parthenogenesis“.

Bei den Algen liefern die diploiden Diatomeen schöne Beispiele dafür, da sich hier der Sexualitätsverlust in sehr verschiedener Weise bei der Bildung der Auxosporen äußert, ja unter Umständen durch rein vegetatives Wachstum ersetzt ist. Unsere genaueren Kenntnisse hierüber verdanken wir KLEBAHN (1895, 1896) und KARSTEN (1896, 1897 a b, 1898, 1899, 1900); vgl. die ausführliche Darstellung bei BONNET (1914, S. 107—114). Besondere Geschlechtsorgane bilden sich nicht mehr aus. Als ursprünglichen Typus bei den Pennaten dürfen wir wohl das Zusammenlegen zweier Zellen ansehen, deren Kerne zuvor eine hetero-homöotype Teilung erfuhren. Bei *Brebissonia Böckii* und *Rhopalodia gibba* bleiben pro Zelle 2 Kerne erhalten, 2 degenerieren zu „Kleinkernen". Es können somit durch paarweise Verschmelzung zweier Individuen 2 Auxosporen mit Fusionskernen entstehen. Die Diatomeen vom Typus der *Surirella saxonica* lassen dagegen je 3 Nuclei degenerieren, so daß nur eine Auxospore zustande kommt. Soweit hätten wir jedenfalls normale Sexualität. Bei *Synedra affinis* macht nun aber der Kern einer Zelle den Versuch einer Reduktionsteilung, und es bilden sich auch 2 Dyadocyten. In jeder erfolgt dann die zweite Teilung, aber es fusionieren die beiden Tochterzellen wieder sofort miteinander. Ebenso vereinigen sich bei *Achnanthes subsessilis* die eben getrennten Dyaden-Kerne zu einem Diplokaryon, ohne daß es zu einer zweiten Teilung käme. *Rhabdonema adriaticum* dagegen hat zwar auch eine Teilung, aber wohl keine allotype mehr, denn ein Tochterkern wird ausgestoßen und der übrigbleibende wird ohne Anzeichen einer Sexualitätsäußerung zum Kern der Auxospore. Ebenfalls rein somatisch dürfte sich *Rhabdonema arcuatum* teilen, da auch hier keine Kernkopulation die evtl. verlorengegangene Diploidie ergänzt. Bei den Diatomeen vom Typus der *Nitzschia paradoxa* endlich ist ebenfalls ein Kernphasenwechsel ganz geschwunden.

Haben wir es bei diesen Diatomeen mit diploiden Organismen zu tun, bei denen die haploide Phase außerordentlich kurz ist, so liefern uns die „parthenogenetischen" Pilze zahlreiche Beispiele für Haploidorganismen, bei denen verwandte Kerne copulieren können. So ist das gleich bei den Ascomyceten der Fall. Wir hörten oben (S. 473) bereits, daß auch bei normal sexuellen Arten eine eigentümliche „Schnallenbildung" auftreten kann, derart, daß zwischen der hakenförmig herabgebogenen Endzelle einer askogenen Hyphe und der Stielzelle des primären Ascus Zellverschmelzungen eintreten. Entweder kann dabei (CLAUSSEN 1912, S. 27) der Stielkern in die auswachsende Spitze wandern oder — und das kommt seltener vor — der Spitzenkern in den auswachsenden Stiel. Zuweilen ist die Öffnung zwischen den beiden Zellen so klein, „daß der Kern nur unter schwacher Deformation hindurchtreten kann". Immer aber müssen wir eine verschiedene sexuelle Stimmung der in einer Zelle zusammenkommenden Kerne postulieren. Insofern liefern diese Kernfusionen „eigentlich" vegetativer Zellen noch unzweifelhafte Homologa zu den oben als normal geschilderten. Aber daneben finden wir bei den Ascomyceten nun auch alle möglichen Fälle von Parthenogenesis, in denen Schwesterkerne sich nebeneinander lagern und schließlich vereinigen. Die Ascogone werden dann entweder allein angelegt oder haben doch allein funktionstüchtige Kerne. Solche „Homöogamie" (FRASER und CHAMBERS 1907) oder „Pseudapogamie" (z. T.)

(FRASER 1913) haben wir z. B. nach BLACKMAN und FRASER (1905b) bei *Humaria granulata*, nach FRASER (1907b) bei *Lachnea stercorea*, nach FRASER und CHAMBERS (1907) bei *Aspergillus herbariorum*[1]), nach DOMARADSKY (1908) bei *Asp. Fischeri*, nach DALE (1909) bei *Asp. repens*, nach RAMLOW (1906) bei *Thelebolus stercoreus* (die Kerne, welche hier ein Paar bilden, sind wahrscheinlich „Vettern zweiten Grades"), nach CUTTING (1909) bei *Ascophanes carneus*, nach FAULL (1912) bei *Laboulbenia chaetophora* und *L. gyrinidarum*, nach FITZPATRICK (1918b) mit sehr großer Wahrscheinlichkeit bei *Rhizina undulata*, endlich nach DUFF (1920) bei *Cudonia lutea* und *Spathularia velutipes*.

Ob auch bei gewöhnlich gut sexuellen Arten, wie *Sphaerotheca* spec. oder *Pyronema confluens*, Rassen existieren, in denen die Antheridialkerne alle degeneriert sind und dafür eine paarweise Copulation von Ascogonkernen stattfindet (W. H. BROWN, WINGE: siehe darüber oben S. 471), erscheint mir noch nicht ganz gesichert.

Ein weiterer Modus findet sich da vor, wo der fehlende ♂ Kern durch einen anscheinend beliebigen vegetativen ersetzt wird („Hylogamie" FRASER und CHAMBERS 1907, „Parthenogamie" GUILLIERMOND 1913)[2]), so nach WELSFORD (1907) bei *Ascobolus furfuraceus*[3]).

Endlich können selbst besondere Ascogone mehr oder minder fehlen, und als letzten Rest einer Sexualität sehen wir dann das Zueinanderwandern und die schließliche Verschmelzung zweier vegetativer Kerne. („Pseudogamie" FRASER und CHAMBERS 1907, „Pseudomixis" H. WINKLER 1908a.) Solches ist zuerst bei *Teichospora* und *Teichosporella* (M. A. NICHOLS 1896), dann bei *Humaria rutilans* (FRASER 1907a, 1908)[4]) beschrieben, ferner bei *Helvella* (MAC CUBBIN 1910, CARRUTHERS 1911), *Gnomonia* (BROOKS 1910), *Chaetomium* (VALLORY 1911), *Leotia lubrica* u. *Lachnea scutellata* (W. H. BROWN 1910b, 1911b), *Xylaria* (H. B. BROWN 1913), *Peltigera* und *Solorina* (F. und Mad. MOREAU 1915, 1916, 1918), *Melanospora* (VINCENS 1916) und *Trichoglossum* (DUFF 1920). Diese Gruppe müßte wohl noch eingehender studiert werden (s. a. GUILLIERMOND 1913, S. 498—504), da manche Autoren hier angeben, auch die vorherige Anordnung zu Paarkernen könne ganz fehlen, und die ganze Sexualität beschränke sich auf die Fusion im jungen Ascus. Meine Skepsis ist insbesondere durch die Arbeit von FITZPATRICK (1918b) über *Rhizina* verstärkt, der hier sagt (S. 211), die tatsächlich vorhandene Paarung der beiden ♀ Kerne im Ascogon sei nur ganz kurze Zeit sichtbar und verschwände bald völlig.

Ganz unklar ist es mir auch, was es mit den von MASSEE (1905) beobachteten Kerncopulationen in den Conidien von *Hypomyces perniciosus* auf sich hat. Wir müssen hier wohl erst die Ascusbildung genauer

[1]) Hier kann daneben aber noch normale Befruchtung vermittelst männlicher aus einem Antheridium stammender Kerne vorhanden sein.

[2]) Er wird mit dem vorigen Typus von H. WINKLER (1908a, S. 920) als „Parthenomixis" zusammengefaßt.

[3]) DODGE (1920) gibt für diese Art wie für die verwandte *Ascobolus Winteri* nur an, daß irgend eine Form von Parthenogenesis vorhanden sei, während z. B. *Asc. magnificus* typisch sexuell mit Antheridien und Ascogonien wäre. Diese müssen sogar aus verschieden determinierten Sporen hervorgehen.

[4]) Gelegentlich wurde auch hier eine Fusion von 3—4 Kernen konstatiert. Das würde somit eine Art Analogon zur Polyspermie bedeuten.

kennen, ehe wir diese Angaben in unser sonstiges Wissen einzuordnen versuchen.

Unzweifelhaft „pathologisch" ist jedenfalls die Kernfusion, die FRASER (1908) im Ascus von *Humaria rutilans* gelegentlich beobachtete, wenn die beiden Dyadenkerne wieder verschmolzen. GUILLIERMOND (1911a, S. 18, 1913, S. 399) bestätigte das für die gleiche Art wie für *Galactinia succosa* und *Peziza Catinus*. Ja bei *Humaria rutilans* können sogar, wenn auch selten, sämtliche 4—8 Kerne im Ascus zu einem Riesen-Nucleus verschmelzen. Eine Weiterentwicklung findet dann wohl niemals statt.

Zuweilen haben wir nun selbst in der „Haplophase" lauter zweikernige Zellen resp. solche mit scheinbar „conjugierten" Nuclei (BLACKMAN und WELSFORD 1916, WELSFORD 1916 für *Botrytis*.) Gesehen wurde das aber allein an besonders gut ernährten Hyphen und hängt vielleicht irgendwie mit dem raschen Wachstum zusammen, so daß es sich nur um scheinbare Conjugiertheit handelt. Ähnliches sahen WELSFORD auch bei *Sclerotinia Libertiana* und vor ihm MASSEE (1905) bei *Hypomyces perniciosus* (vgl. hier die „Copulationen" in den Conidien), M. A. NICHOLS (1896) in den Keimschläuchen der Ascosporen von *Ceratostoma*, MAC CUBBIN (1910) in den großen Reservestoffzellen und CARRUTHERS (1911) in den Paraphysen von *Helvella*. Ein Grund gegen die Deutungen der Conjugation in den normalen ascogenen Hyphen läßt sich jedenfalls nicht daraus herleiten. Eine Aufklärung über das Zustandekommen solcher Zweikernigkeit vermissen wir noch.

Gegenüber den bisher behandelten Ascomyceten-Gruppen stehen die Saccharomyceten, die ja auch in rein karyologischer Hinsicht eine Sonderstellung einnahmen. Die Sexualität tritt bei ihnen nicht nur nicht in reduzierter Form auf, sondern hat auch z. T. recht merkwürdige „neue" Wege gefunden. Besondere Geschlechtsorgane sind nirgendwo vorhanden. Wir könnten also darnach überall von „vegetativen" Kernen sprechen. Daß überhaupt eine regelmäßige „Befruchtung" der Ascosporenbildung vorausgeht, wurde zuerst von SCHIØNNING (1895) entdeckt, wenigstens insofern, als er eine Zellverschmelzung hier wahrnahm. GUILLIERMOND (1901, 1902 usw.) hat dann in seiner oft genannten klassischen Abhandlung die Erscheinungen näher verfolgt (Typus *Schizosaccharomyces*; vgl. auch S. 358). Zwei Zellen vereinigen sich, indem sie eine Art „Copulationskanal" aussenden. In ihn wandern die Kerne hinein, um sofort zu fusionieren. Ein Nebeneinanderliegen, wie bei den anderen Ascomyceten, unterbleibt hier also. Die copulierenden Zellen können einander gleich („Homogamie") oder ungleich („Heterogamie") sein. Letzteres ist der Fall bei *Debaryomyces globosus*, *Zygosaccharomyces Chevalieri*, *Z. Nadsonii* und *Z. Pastori* (GUILLIERMOND 1911b, 1912, 1913, S. 436, 1914, 1918, 1919b), ferner bei *Guilliermondia fulvescens* (NADSON und KONOKOTINE (1911), *Debaryomyces Tyrocola* und *Nadsonia elongata* (KONOKOTINE 1913), sowie *Debaryomyces Klöckeri* (GUILLIERMOND und PÉJU 1919; hier sind übrigens alle Übergänge zur Isogamie vorhanden). GUILLIERMOND (1913, S. 437) macht speziell darauf aufmerksam, daß hier häufig nur „nahe verwandte" Kerne copulieren können. Nach unserer oben entwickelten Hypothese dürfte doch eine Verschiedenheit in bezug auf die geschlechtliche Stimmung angenommen werden.

Ganz ähnlich verhalten sich die Endomycetaceen mit *Eremascus*. Frl. STOPPEL (1907) sah für *Er. fertilis*, daß hier besondere Geschlechtsorgane fehlen und nur „Copulationshyphen“ gebildet werden. In sie wandern die beiden Kerne hinein, um endlich zu verschmelzen, nachdem sie relativ lange nebeneinander gelegen haben (s. a. GUILLIERMOND 1909 b, c). Ähnlich verhält sich *Endomyces*, bei der nur ein Übergang zu besonderen Antheridien und Ascogonien sich schon deutlich zeigt. Wir können durch ihn damit an die anderen sexuellen Ascomyceten anknüpfen. Die Kernfusion erfolgt jedoch wieder sofort und die aus conjugierten Nuclei bestehende Phase fällt ganz aus.



Fig. 331. *Phragmidium speciosum*. 1 junges Aecidienlager. 2 Kopulation zwischen zwei Nachbarzellen eines solchen Lagers. 3 auf die Kernfusion ist doppelte Kernteilung gefolgt. 4 der obere Teil von 3 wird zur Mutterzelle der Aecidiosporen. 5 eine Reihe von drei 2kernigen Aecidiosporen, die durch die Zwischenzellen getrennt sind; unten die beiden copulierenden Zellen. (Nach CHRISTMAN aus ENGLER-GILG.)

Einige *Endomyces*-Arten sind dann auch rein parthenogenetisch. So hat MANGENOT (1919a, b) für *End. Lindneri* gezeigt, daß zwar noch die beiden den Geschlechtsorganen entsprechenden „Diverticules“ sich anlegen, aber irgend ein Kernübertritt nicht mehr erfolgt. Nach demselben Autor hat SAITO neuerdings aufgedeckt, daß bei *End. Hordei* auch die morphologischen Spuren einer Sexualität ganz geschwunden sind. Endlich hat JUEL (1921) für *End. decipiens* gesehen, daß eine Kerncopulation höchstens als „Atavismus“ noch stattfindet, für gewöhnlich aber reine Parthenogenesis vorhanden ist.

Völlig anders haben sich Sexualitätsäußerungen bei einer anderen nahe verwandten Gruppe herausgebildet. Die Ascosporen entwickeln sich noch völlig parthenogenetisch. Aber dafür fusionieren sie selbst mit ihren Kernen zu 2 und 2, so daß der Kernphasenwechsel nur eine andere Begrenzung hat als bisher. Außer den älteren Beobachtungen von E. CHR. HANSEN (1891), der aber die Kernverhältnisse noch nicht berücksichtigte, hat wieder GUILLIERMOND (1902, 1905c, 1910b, 1913, 1914) zuerst für *Saccharomycodes Ludwigii*, *S. Johannisberg II*, *S. Chevalieri*, *S. Mangini*, *S. Lindneri* und *Willia saturnus* derartige „abnorme“ Copulation beschrieben. Und MARCHAND (1912, 1913) bestätigte diesen Modus für zahlreiche Spezies (*Sacch. ellipsoideus*, *S. validus*, *S. intermedius*, *S. turbidans*. *S. Willianus*. *S. vini Müntzii*, *S. Bayanus*, *S. Johannisberg I*).

Endlich haben wir noch zu betonen, daß entsprechend *Endomyces Hordei* auch einige Saccharomyceten, wie gleich *S. cerevisiae*, jede Spur einer Sexualität verloren haben und somit nur eine „Haplophase“ besitzen (vgl. das Résumé bei GUILLIERMOND 1913, S. 479 ff.). Eine Anzahl Formen haben wieder Sexualität und Parthenogenesis nebeneinander (*S. Ludwigii*, GUILLIERMOND 1905. *S. Chevalieri*. *S. Mangini* und *S. Lindneri* GUILLIERMOND 1914).

Ist die Ausbildung besonderer Sexualorgane aber doch bei den Ascomyceten, wie wir sahen, zunächst noch die Regel, so verhalten sich die Basidiomyceten darin anders. Hier ist durchweg höchstens die Stufe festgehalten, die wir bei den „abgeleiteten" Ascomyceten mit „Ersatz der ♂ Kerne" soeben besprachen. Die Gonomerie ist im übrigen für die diploide Phase in gleicher Weise ausgeprägt, wie dort bei dem Gros der Gruppe, und die Kerncopulation unmittelbar ans Ende dieses Entwicklungsabschnittes gelegt. Wir hätten also das Copulieren zweier ♀ Kerne, oder das eines ♀ mit einem vegetativen, oder endlich das zweier vegetativer zu erwarten. wenn wir das „Ausklingen" der Sexualität

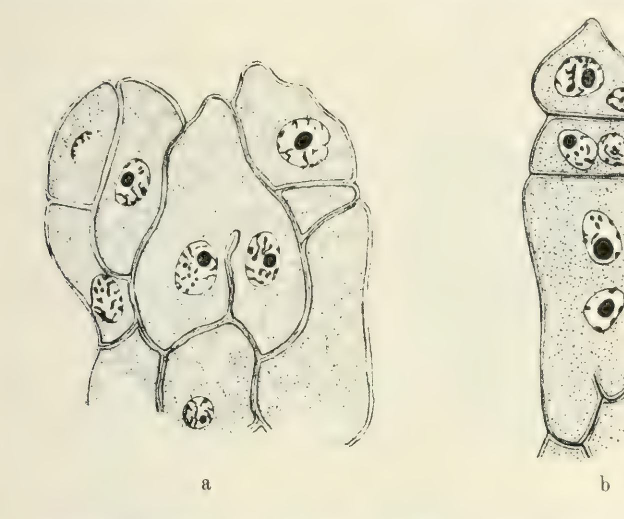


Fig. 332. *Puccinia Falcariae.* a die zwei fertilen ♀ Zellen haben bis auf eine kleine Strecke an der Basis ihre Zwischenwand gelöst. So ist eine zweikernige Zelle entstanden, die bereits (in b) zwei weitere mit conjugierten Nucleis abgeschnürt hat Vergr. 1350. (Nach DITTSCHLAG.)

studieren. Daß auch bei letzteren jene Differenzierung in der geschlechtlichen Stimmung vorhanden ist, die wir als „conditio sine qua non" für jede Form einer Kerncopulation ansahen, die einer Befruchtung gleichwertig ist, darf als selbstverständlich bezeichnet werden.

Am höchsten, d. h. am wenigsten rückgebildet, ist die Sexualität noch bei den Uredineen. Wir haben hier wenigstens Organe, die äußerlich als Antheridien gelten können. Sie schnüren Zellen ab. die man nach ihrem morphologischen Bau gut für „Spermatien", also unbewegliche ♂ Sexualzellen, ansehen könnte. Aber sie funktionieren offenbar nicht mehr als solche. An ihrer Stelle haben wir eine Fusion in Paaren zwischen bestimmten Zellen, die in den ♀ Geschlechtsorganen, den sogenannten „Aecidien", sich anlegen. Das sah zuerst CHRISTMAN (1905) für *Phragmidium speciosum* (Fig. 331), *Caeoma nitens* und *Uromyces Caladii.* Bestätigt wurde es von BLACKMAN und FRASER (1906) für *Melampsora Rostrupi*, von E. W. OLIVE (1908) für *Caeoma nitens*, „*Gymnoconia interstitialis*". d. h. *Puccinia Peckiana* (KUNKEL 1916) und *Triphragmium Ulmariae,* von PAVOLINI (1910, 1912) für *Uromyces*

Dactylidis und „*Puccinia fusca*“[1]), von KURSSANOW (1910) erneut für *Puccinia Peckiana*, von DITTSCHLAG (1910) für *Puccinia Falcariae* (s. Fig. 332), von MAIRE (1911) für *Puccinia Bunii*, von HOFFMANN (1912) für *Endophyllum Sempervivi*, von FROMME (1912, 1914) für *Melampsora Lini, Uromyces Caladii, Puccinia Claytoniana, P. Violae, P. Hydrocotylis, P. Eatonianae* und *P. angustata*, von KUNKEL (1914) nochmals für *Caeoma nitens*, von Mad. MOREAU (1914 c) für *Phragmidium subcorticium*, endlich von COLLEY (1918) für *Cronartium ribicola.*

Wo Aecidien in dem Entwicklungsgang des Pilzes fehlen, verschmelzen 2 andere Zellen als die gewohnten Gameten, nun also rein „vegetative“ Zellen, so nach CHRISTMAN (1907 a b) bei *Phragmidium*

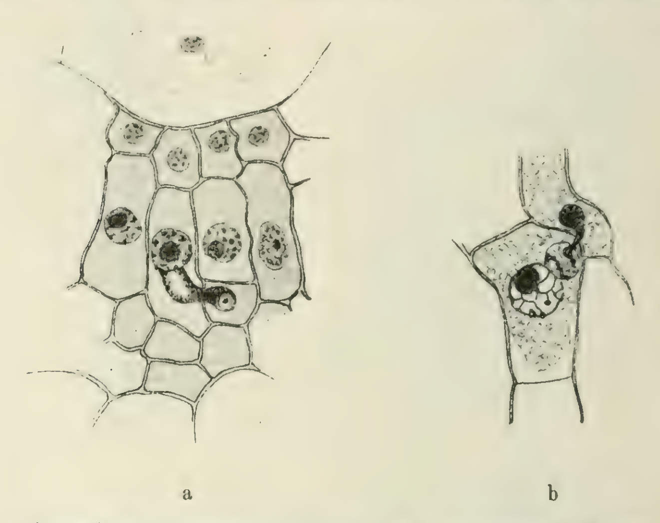


Fig. 333. *Phragmidium violaceum.* Zutritt eines „somatischen Kernes“ zu einer ♀ Gamete. Vergr. 1350. (Nach BLACKMAN.)

Potentillae canadensis und *Puccinia Podophylli*[2]), nach E. W. OLIVE (1908) bei *P. transformans*, nach Mad. MOREAU (1914 c) bei *P. Malvacearum, P. Buxi* und *Uromyces Ficariae* (s. a. MAIRE 1911, S. 116).

Endlich ist anscheinend auch der dritte Typus verwirklicht, d. h. Verschmelzung des Kerns einer ♀ Zelle mit einem vegetativen Kern. BLACKMAN (1904, Fig. 333) beschrieb ihn als erster für *Phragmidium violaceum*, BLACKMAN und FRASER (1906) bestätigten ihn für *Uromyces Poae* und *Puccinia Poarum.* Doch wurde er in der Folgezeit von vielen Autoren angegriffen, besonders nachdem sie sahen, daß unleugbar ähnliche Kernübertritte auf pathologische Bildungen zurückzuführen seien (vgl. auch oben S. 178). Auch gibt zu denken, daß WERTH und LUDWIGS (1912), welche diesen Modus an der Basis der Teleutosporen bei *P. Malvacearum* aufdecken wollten (nur daß hier der Kern einer vegetativen Zelle in eine

[1]) Doch gehört nach Mad. MOREAU (1914 c) das betr. Aecidium als „Aecidium leucospermum“ zu *Ochrospora sorbi.*

[2]) Ob daneben auch eine Fusion von Nachbarzellen fehlen kann, wie das SHARP (1911 a) hier angibt, scheint mir noch zweifelhaft. Das Mycel soll hier dauernd 2—4-kernig sein können.

andere einwandern sollte) von Mad. MOREAU korrigiert wurden. Es ist also dieser Typus wohl noch nicht ganz so gesichert wie die beiden ersten.

Von den meisten Forschern ist wieder das gelegentliche Zusammentreten von 3 oder gar 4 Kernen gesehen worden (BLACKMAN und FRASER 1906, PAVOLINI 1910, DITTSCHLAG 1910, FROMME 1912, 1914, HOFFMANN 1912, Mad. MOREAU 1914 c, KUNKEL 1914, COLLEY 1918). Wir haben dann also wieder ein Pendant zur „Polyspermie“ (s. Fig. 334).

Für einige Rostpilze kennt man z. Zt. noch nicht den Beginn der diploiden Phase, also den Augenblick der Zellverschmelzung, so für *Puccinia obtegens* und *Uromyces Glycirrhizae* (nach E. W. OLIVE 1913) und für *Uromyces Scillarum* (nach Mad. MOREAU 1914 c).

Die Doppelkernigkeit selbst ist als Entwicklungsglied im Leben der Uredineen schon von SCHMITZ (1880 b) für *Coleosporium Campanulae*, und zwar für die Uredosporen, bekannt geworden. Die normale Fusion der Kerne in der Teleutospore sah dann ROSEN (1893). Jedoch erst DANGEARD und SAPPIN-TROUFFY (1893), DANGEARD (1895 b), POIRAULT und RACIBORSKI (1895 a—c), SAPPIN-TROUFFY (1896), JUEL (1897 b, 1898), WAGER (1899), MAIRE (1902) usw. würdigten sie vollkommen und sahen darin das letzte Glied des Kopulationsprozesses. Der Sondername „Mixie“, den MAIRE (1900 a b, 1902) vorschlug, hat sich dafür kaum eingebürgert[1]).

Wenn die Teleutosporen der Art fehlen und nur Aecidien vorhanden sind, wie bei der Gattung *Endophyllum*, so erfolgt auch schon in der Aecidiospore die Kernverschmelzung. HOFFMANN (1912) beschrieb das eingehend für *E. Sempervivi*, und das gleiche ist der Fall bei *Caeoma nitens* (KUNKEL 1914)[2]).

SAPPIN-TROUFFY (1896) gibt demgegenüber an, daß bei *Endophyllum Euphorbiae silvaticae*, und MAIRE (1900 c, 1902), daß bei *E. Sempervivi* die Kernfusion ganz ausbleibe und sich die beiden Kerne durch Wandbildung gegeneinander abgrenzen. Bei *End. Valerianae tuberosae* sah MAIRE gar einen Kern in der Basidie degenerieren (vgl. auch 1911). Das schien im Lichte von HOFFMANNs Beschreibung irrig zu sein. Und für *End. Sempervivi* haben F. und Mad. MOREAU (1917 a) auch gezeigt, daß die Kernfusion in der Weise, wie es HOFFMANN beschreibt, vorhanden ist. Aber für *End. Euphorbiae* bestätigten Mad. MOREAU (1911, 1914 c, S. 35 ff.), sowie F. u. Mad. MOREAU (1917 b), daß es zum mindesten eine variet. „uninucleata“ geben müsse, in der die Kernverschmelzung überhaupt ausbleibt. Das ganze Mycel ist hier somit dauernd in einer haploiden Phase.

Umgekehrt haben wir auch wieder wie bei den Ascomyceten Anzeichen dafür, daß in der „eigentlich“ haploiden Phase Paarkerne in den Zellen auftreten können. Solches sah ich (TISCHLER 1911) mit aller Schärfe im Mycel von *Uromyces Pisi*, das die Rhizome von *Euphorbia*

---

[1]) Wie die Funde von DIETEL (1914) zu deuten sind, nach denen bei *Uromyces Rumicis* und *Ur. Ficariae* auch in der reifen Teleutospore die Kernkopulation ganz ausbleiben soll, ist mir unklar. Wird die Kernvereinigung vielleicht hier erst unmittelbar vor dem Auskeimen nachgeholt?

[2]) Dadurch konnte auch gezeigt werden, daß dies kein Stadium von *Puccinia Peckiana* war, wie man irrtümlich früher gedacht hatte. Vielmehr ist *„Gymnoconia interstitialis“* das gesuchte Aecidien-Stadium (KUNKEL 1916, s. oben S. 497).

Cyparissias infiziert hatte. Es handelt sich aber hier wohl nur um eine scheinbar gesetzmäßige Konjugiertheit von Nuclei.

Auf ähnlicher phylogenetischer Höhe wie die Uredineen stehen die Ustilagineen. Bei ihnen erfolgt ein Kernübertritt, ohne daß eigentliche Sexualorgane vorhanden wären, zwischen den jungen eben ausgekeimten Sporidien oder den „Promycel"-Zellen. LUTMAN (1911 b) beschrieb zwar schon hier die Kopulation der Zellen, aber er wollte sie noch als relativ nebensächlich hinstellen[1]). Erst RAWITSCHER (1912, 1914, siehe a. Fig. 335), PARAVICINI (1917), KNIEP (1919 a, 1921) und DASTUR (1921) bewiesen dann, daß es sich um einen Vorgang handelt, wie



Fig. 334. *Phragmidium violaceum*. Eine Reihe dreikerniger Zellen innerhalb des Aecidiums. Vergr. 1050. (Nach BLACKMAN.)



Fig. 335. *Tilletia tritici*. Kopulierende Sporidien; die zweikernig werdende Zelle entsendet bereits einen Seitenast. Vergr. 500. (Nach RAWITSCHER.)



Fig. 336. *Tilletia laevis*. Keimende Spore, die acht Kerne in eigentümlichen Paaren, trotzdem es sich um die Haploidphase handelt. Vergr. 500. (Nach RAWITSCHER.)

er der Kopulation der ♀ Gameten im Aecidium-Grunde entspricht. Oder noch besser, wir können es mit jenen Saccharomyceten vergleichen, die ihre Ascosporen sofort wieder kopulieren lassen (vgl. S. 496).

Die Haploid-Phase kann dabei auf ein Minimum beschränkt sein, sie ist aber kaum überall in gleicher Weise „festgelegt", denn wir wissen, daß bei *Ustilago Maydis* die Zellverschmelzung erst relativ spät erfolgt. Von Interesse ist noch Fig. 336, da sie zeigt, wie „scheinbare Paarkernigkeit" auch während der kurzen Haploid-Phase auftreten kann. Die 8 Nuclei liegen nämlich deutlich zu je zwei angeordnet. Aber es sind wohl stets nur 2 aus einer und derselben Teilung hervorgegangene

[1]) Schon 1903 hatte übrigens FEDERLEY diese Kopulation gesehen, aber dabei auch eine unmittelbar folgende „Kernkopulation" wahrzunehmen gemeint. Der alte Fehler, den wir von der „Fusion Harpérienne" der Ascomyceten her kennen, wiederholte sich also (s. oben S. 470 ff.).

Tochterkerne, die sich gegen die Regel fast gar nicht voneinander entfernt haben. — Die definitive Fusion der Nuclei, welche bei der Sporidien- oder Promycelkopulation zusammenkamen, erfolgt erst in den sogenannten „Chlamydosporen". Hier war sie bereits von DANGEARD (1892 b, 1894 b, s. a. HARPER 1898) gesehen und als Sexualvorgang gedeutet worden. Gelegentlich scheint sie auch früher vorkommen zu können, so als Ausnahme bei *Tilletia Tritici* in den „sekundären Sporidien" (DASTUR 1921).



Fig. 337. *Corticium serum.* Die „Schnalle" ist mit der Basalzelle verschmolzen; der Kern im Begriff überzuwandern. (Nach KNIEP.)

Die „Schnallenbildung", die RAWITSCHER (1912, 1914) bei der Sporidienkopulation der Ustilagineen beschrieb, erinnert nun ganz an die Verhältnisse bei den nicht parasitischen Basidiomyceten, vor allem den Hymenomyceten, Hier haben KNIEP (1913, 1915, 1916, 1917) und unabhängig von ihm Frl. BENSAUDE (1917, 1918) als erste den genauen Vorgang der Zellvereinigung und des Kernübertritts gesehen (vgl. Fig. 337). Sie stellten damit fest, woher die ersten Kernpaare kamen. Denn die Tatsache der „Gonomerie", der doppelkernigen Phase im Leben der Hutpilze, war wieder schon seit langem bekannt. Man sagte, daß sie „irgendwo" im vegetativen Mycel, ohne daß besondere Geschlechtsorgane sich ausbildeten, ihren Anfang nehme. Noch HARPER (1902) lehnte die Schnallenbildung als Ersatz für diese ausdrücklich ab, wenn er sagte, die Schnallen seien allein „channels for the interchange of food materials".

Es ist aber auch heute noch nicht mit absoluter Sicherheit ausgemacht, daß stets eine solche Schnallenbildung die zweikernige Phase einleitet. Ganz abgesehen von den älteren hier nichts beweisenden Angaben von S. P. NICHOLS (1905) zeigte neuerdings z. B. HIRMER (1920) für *Psalliota campestris*, daß hier die Doppelkernigkeit der Mycelzellen durch allmähliche Reduktion aus vielkernigen erreicht wird. Denkbar wäre also jedenfalls die Existenz eines „homothallischen" Mycels und der Eintritt der Diplophase, ohne die geringsten Spuren einer Sexualität.



Fig. 338. *Armillaria mucida.* Junge Basidien, a kurz vor der Kernfusion, b unmittelbar darnach. (Nach KNIEP.)

Schon CH. E. LEWIS (1906 b) hatte übrigens angegeben, daß bei *Amanita bisporigera* wahrscheinlich je 2 Kerne in die beiden hier alleingebildeten Sporen wandern, so daß von Anfang an Doppelkernigkeit der Zellen resultieren müsse, und Mlle. BENSAUDE (1918) zeigte, daß bei *Coprinus*

fimetarius und anderen schon die Sporen 2-kernig sind. Gerade dies letzte Beispiel würde ja allerdings nur darauf hinweisen, daß dem ungeachtet Schnallenbildung als Sexualvorgang eintritt.

Die definitive Fusion der beiden Nuclei erfolgt erst in den jungen Basidien (s. Fig. 338). K. ROSENVINGE (1886), WAGER (1892), ROSEN (1893), hatten das bereits beobachtet, aber erst DANGEARD (1895 a) erkannte wieder den sexuellen Charakter dieses Prozesses. Des weiteren nenne ich noch MAIRE (1900 a b, 1902) und RUHLAND (1901), die sich für diese „Mixie" aussprachen. Und damit wurden auch die alten Angaben von WAGER (1892, 1893, 1894, 1899) und ROSEN (1893) hinfällig, wonach mehrere Nuclei zu einem fusionieren [1]). Von Interesse ist auch, was wir von anderen Klassen des Pflanzenreiches ja schon kennen, daß die Kernkopulation unter Umständen stattfindet, wenn beide Nuclei sich im Spirem befinden (PETRI 1902).

Eine Vereinfachung der Sexualität, vergleichbar den Angaben über ein Fehlen der Kernverschmelzung bei *Endophyllum* (s. S. 499), existiert nach MAIRE (1900 a, 1902) und R. FRIES (1911 b) bei *Hygrocybe conica* und *ceracea*, sowie nach RUHLAND (1901) bei *Hydnangium carneum*, bei denen die Kopulation in den jungen Basidien ausbleiben soll und somit die ganze Ontogenese haploid zurückgelegt wird.

Die älteren Daten von ISTVÁNFFY (1895) für *Tremella genistae*, *Dacryomyces chrysocomus* und *D. delinquescens*, sowie *Polyporus armosus* sind wohl ohne Nachprüfung keinesfalls zu verwerten. Auch die Möglichkeit eines dauernd haploiden Mycels bei *Armillaria mellea*, von der KNIEP (1911) sprach, muß wegen der bei der Bildung beobachteten „Synapsis" noch stark in Zweifel gezogen werden. KNIEP sah allerdings stets nur einen Kern in den Basidien. Vielleicht war eine Kernfusion schon irgendwo vorher erfolgt. Geht aus KNIEPs Funden doch hervor, daß die Basidien selbst an ganz anderer Stelle als an den Lamellen eines Hutes auftreten können. Und umgekehrt können an einem Hut an Stelle der Lamellen sich eigenartige „Bulbillen" zeigen (F. MOREAU 1913 c). In ihnen finden sich aber die gleichen Kernkopulationen innerhalb einer bestimmten Zellform wie sonst bei typischen Basidien. Auch Reduktionsteilung und Formierung von 4 Tetraden-Nuclei war wie sonst. Zwei von diesen degenerieren freilich sofort wieder, und so bleibt die Zweikernigkeit erhalten. Sehr eigenartig war hier die Tatsache, daß dann zuweilen sich zuvor eine Kopulation zweier benachbarter Zellen beobachten ließ. Ob dies aber wirklich etwas der „echten" Schnallenbildung Vergleichbares war, steht wohl dahin. Mlle. BENSAUDE (1918, S. 91 ff.) wenigstens sah bei einigen Hymenomyceten (*Tricholoma nudum* und anderen), daß es auch „vegetative" Schnallen gibt, d. h. Bildungen, die den sexuellen zwar gleichen, bei denen aber der oder die Kerne einer Zelle degenerieren. —

So mannigfach die Neubildungen der Geschlechtlichkeit bei den Pilzen waren, so wenig können wir davon bei der großen Mehrzahl der Archegoniaten und Blütenpflanzen wahrnehmen. Bei den Bryophyten

[1]) WAGER (1911) sah später bei *Mycena galericulata*, daß zwar in den jungen Basidien noch 6—8 kleine Nuclei vorhanden sein können, daß aber nur 2 von ihnen verschmelzen. Auch das wäre entschieden eine Ausnahme. Normal sind die Basidien 2-kernig. GUILLIERMOND (1913, S. 473) hält wohl mit Recht entgegenstehende Angaben für revisionsbedürftig.

kennen wir gar keine abweichenden sexuellen Kernkopulationen, denn auch Kopulationen eines ♂ Kernes mit dem Bauchkanalkern eines Archegons, die theoretisch möglich wären, weil wir in diesem ein Homologon zum Eikern sehen dürfen, sind kaum beschrieben. Außer einer mir fragwürdigen Angabe von GAYET (1897) für *Marchantia* können wir höchstens neuere Daten von MELIN (1916) für *Sphagnum squarrosum* und von FLORIN (1918 b, S. 466) für *Riccardia pinguis* anführen und daran erinnern, daß bereits HOLFERTY (1904) für *Mnium* sagte, der Bauchkanalkern sei hier oft größer als der Eikern „and doubtless would have been fertilized in place of the egg". Die Funde DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN (1907, 1908) bezüglich einer Fusion von Bauch-

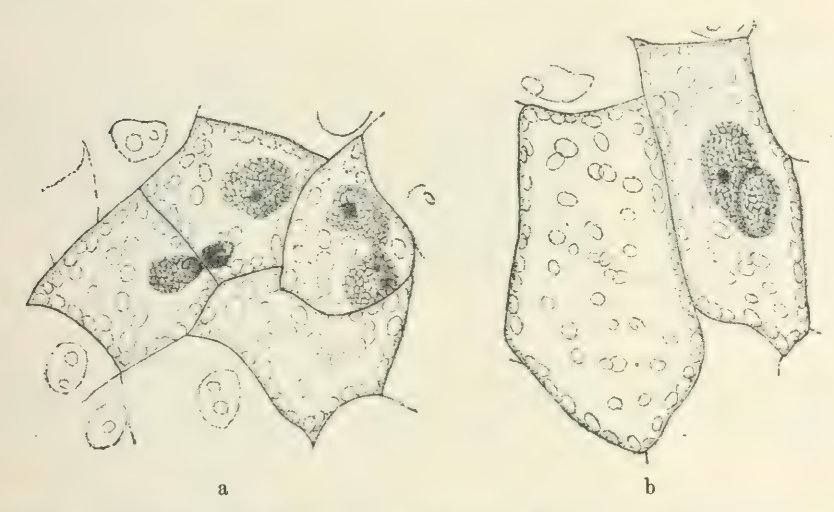


Fig. 339. *Dryopteris pseudo-mas var. polydactyla* Wills. Zweikernigwerden von Prothalliumzellen durch Kernwanderungen. a Eine Zelle zweikernig geworden, während bei einer zweiten der Kern gerade halb durch die Wand getreten ist. b Verschmelzungsstadium. Vergr. 750. (Nach FARMER und DIGBY.)

kanalkern und Eikern bei Laubmoosen konnten nicht bestätigt werden. Sonderbar war hier vor allem die Angabe einer „doppelten Reduktion" (s. a. oben für Pilze S. 472). Wenn neuerdings BRYAN (1920) für *Sphagnum subsecundum* anscheinend das gleiche bezüglich der Kernkopulationen im Archegon beschreibt, so wäre hier im Gegensatz zu dem holländischen Forscher ein Ausbleiben eines ♂ Kernes immerhin möglich. Eine Nachprüfung erscheint aber auch erwünscht.

Bei den Pteridophyten haben wir in erster Linie als Ersatz für Sexualitätsäußerungen jene sonderbaren Kernfusionen im Prothallium apogamer Farne anzuführen, (*Dryopteris pseudomas var. polydactyla Wills*, seltener auch *var. polydactyla Dadds*) die uns bereits oben (s. S. 178) beschäftigten. FARMER, J. E. S. MOORE und DIGBY (1903), sowie DIGBY (1905) und FARMER und DIGBY (1907) haben gezeigt (s. Fig. 339), daß dabei einfach die Nuclei gewisser vegetativer Zellen in die Nachbarzellen treten und diese so 2-kernig machen. Wir können diesen Modus direkt mit dem „BLACKMANschen Typus" bei den Uredineen vergleichen (s. S. 498).

Die Nuclei wandern dann aufeinander zu und fusionieren. STEPHENS und SYKES (1910) beschrieben noch einen weiteren Modus für die Prothallien von *Pteris Droogmantiana*. Die zweikernigen Zellen sollen hier so zustande kommen, daß nur die Wandbildung nach der Kernteilung unterdrückt ist. Wenn dann eine Fusion dieser (Schwester)-Kerne eintrete, so wäre wieder die Möglichkeit für Entstehung eines diploiden Sporophyten gegeben. Aber das ist vorläufig weder von den beiden Autoren, noch von anderen gezeigt worden. Ganz anders wird nach den Untersuchungen von Miß R. ALLEN (1911) und Miß STEIL (1915, 1919) die Diploidie der Kerne bei den haploid ausgewachsenen Sporophyten von *Dryopteris (Aspidium) falcatus* und *hirtipes* erreicht. Nach ersterer fusionieren bei *D. falcatus* die Sporen-Mutterzellen miteinander und lassen durch die Vereinigung ihrer Nuclei die Kerne hervorgehen, welche dann die Reduktionsteilung erfahren. (Übrigens hatte MONTANELLI (1907) etwas ganz ähnliches bereits für die Pollen-Mutterzellen von *Cucurbita Pepo* als Ausnahme beschrieben.) Miß STEIL (1915) meinte anfangs für *D. hirtipes* genau das gleiche zu sehen. Sie sah sich aber (1919) genötigt, ihre Angaben etwas zu modifizieren. Nicht die fertigen Kerne der Sporen-Mutterzellen fusionieren nämlich miteinander, sondern schon während der Mitose, die zu ihrer Bildung führt, wird eine „Monasterbildung" (s. S. 427) eingeleitet, so daß die Chromosomen anstatt zu zwei Tochterkernen nur zu e i n e m zusammentreten. Dieser hat dann natürlich die doppelte Chromosomenzahl. Miß STEIL glaubt, daß auch in dem von R. ALLEN beschriebenen Fall sich das gleiche abspielen wird. Der Endeffekt wäre ja aber derselbe.



Fig. 340. *Dioon edule.* „Jacket-cell" mit einem normalen Kern und einem in „Spirem". Vergr. 350. (Nach CHAMBERLAIN.)

Sonst ist von abnormen Kopulationen noch anzuführen, daß nach FL. LYON (1904b) bei *Selaginella apus* einmal eine Kopulation von Bauchkanalzelle mit Spermatozoid neben der normalen Befruchtung zu beobachten war und dadurch eine „Polyembryonie" zustande kam. Auch glaubte dieselbe Autorin (1904b, S. 284) nach Beobachtungen an einem Farnprothallium, wahrscheinlich dem einer *Osmunda*, daß die Kerne der „jacket-cells" des Archegons mit ♂ fusionieren könnten und der Embryo so „apogam" entstände (doch wurde die Kernvereinigung selbst nicht gesehen).

Bei den G y m n o s p e r m e n scheint als seltene Ausnahme einmal ein Bauchkanalkern mit einem ♂ Nucleus sich vereinigen zu können. Das sahen z. B. CHAMBERLAIN (1899) für *Pinus Laricio*, LAND (1902) für *Thuja occidentalis*, vielleicht auch (1907) für *Ephedra* und HUTCHINSON (1915b) für *Abies balsamea*.

Auch NORÉN beschrieb bei *Juniperus* ein paar Male zwei kopulierende Kerne im oberen Teil eines schon normal befruchteten Archegons. Und MIYAKE (1903b) sah als Monstrosität gar bei *Abies balsamea* den zweiten ♂ Kern mit einem der Teilkerne des Zygoten-Nucleus fusionieren. Daß speziell in den „jacket-cells" sehr sonderbare Kernvereinigungen auftreten können, mag ein Fund von CHAMBERLAIN (1906) bei *Dioon* demonstrieren (Fig. 340). Wir sehen hier einen Kern aus einer Nachbar-

zelle hereingedrungen, der sich sogar im „Spirem"-Stadium befindet. Mehr als Kuriositätswert hat wohl freilich die Beobachtung nicht.

Für die Angiospermen würden nach der Theorie von PORSCH (1907), wie auch nach den Erwägungen anderer[1]) die gesamten Kerne des Embryosacks potentiell denen der Eizelle, nicht etwa denen eines Prothalliums entsprechen. Es könnte also bei jedem von ihnen gelegentliche Befruchtung mit einem ♂ Kern erwartet werden.

Synergiden-Befruchtung kommt z. B. ab und zu vor, so nach GUIGNARD (1881 b) bei *Mimosa Denhartii*, wahrscheinlich auch bei *Schrankia mucronata* und (1899 c) *Naias maior*, nach DODEL (1891) bei *Iris sibirica*, nach E. OVERTON (1891) bei *Lilium Martagon*, nach OSTERWALDER (1910) bei *Pirus communis*, nach PERSIDSKY (1914) bei *Del-*



Fig. 341. *Zephyranthes texana.* a Eikern in „Spirem" und daneben der ♂ Nucleus. b Eikern und männlicher Kern in Teilung; letzterer jedoch in offenbarer Degeneration; c Eikern in später Anaphase; eine Vereinigung mit Bestandteilen des ♂ Kerns ist nicht eingetreten. Vergr. 1000. (Nach PACE.)

phinium elatum, nach SAX (1916) bei *Fritillaria pudica* usw.[2]) (vgl. auch Résumé bei ENGLER-GILG, 1919, S. XXIII). Man denke ferner daran, daß unter Umständen (nicht immer!) die Ei- und Synergidenkerne bei *Corylus* und *Juglans* (S. NAWASCHIN 1895 a b, KARSTEN 1902) ohne zuvorige Zellabgrenzung frei im Plasma des Embryosackes liegen können, und es nun einfach der Zufall mit sich bringt, welcher von ihnen befruchtet wird. Sollten sich aber hier nicht die Dinge doch so wie bei *Gnetum* und *Welwitschia* aufklären? (s. oben. S. 479).

Ausnahmsweise Antipodenbefruchtung beschreiben SHATTUCK (1905) für *Ulmus Americana* und v. DERSCHAU (1918) für *Nigella*. Vielleicht gehören auch die älteren Angaben von TRETJAKOV (1895) für *Allium odorum* hierher. Der Autor wollte zwar eine Weiterbildung einer dieser Zellen zum Embryo ohne Befruchtung annehmen, bedachte aber dabei nicht, daß dieser dann haploid sein müßte (s. dazu HEGELMAIER 1897, H. WINKLER 1908 a, S. 361), was offenbar nicht der Fall ist. Die sogenannte „Antipodenbefruchtung", die Miß OPPERMANN (1904) für *Aster*

[1]) SCHÜRHOFF (1919 c) möchte die ältere Vorstellung neu beleben, wonach einzelne Zellen denen des Prothalliums gleich zu setzen wären.

[2]) Die Angabe von CHAUVEAUD (1892), daß auch bei *Vincetoxicum officinale* Synergiden-Befruchtung vorkommen kann, wird von SEEFELDNER (1912) bestritten, ebenso dürfte die von HALL (1902) für *Limnocharis* nach den Funden von NITZSCHKE (1914, S. 244) zu streichen sein.

brachte, ist dagegen sicher zu streichen, da es sich hier um einen zweiten Embryosack handelt, der unter dem ersten lag.

Weitere Aufklärung erfordert ferner der Fall, den Miß PACE (1913) für *Zephyranthes texana* beschrieb. Wir haben hier zwar noch durchweg ein Eindringen des ♂ Kernes in die Eizelle, aber dieser vermochte niemals mehr mit dem ♀ zu fusionieren, sondern er degenerierte immer (Fig. 341). Wird hier der Embryosack mit Ausschaltung einer Reduktionsteilung gebildet? Oder wo erfolgt die Kernkopulation als Ersatz für den fehlenden ♂ Kern? ROSENBERG (1907a, S. 160) meinte als Ausnahme bei *Hieracium flagellare* zu sehen, daß die beiden Dyadenkerne der Embryosack-Mutterzelle hier unter Umständen wieder verschmelzen können und so den Grund zu einem Embryosack legen, dessen Kerne alle diploid sind. Der Modus mag auch sonst sich noch finden. In dem angeführten Fall aber ist er nicht einmal die Regel. Vielmehr wird ein diploider Embryosack hier apospor aus einer Nucelluszelle erzeugt.



Fig. 342. *Corydalis cava.* Mehrkernige Zelle im Endosperm. Vergr. 540. (Nach STRASBURGER.)

Läßt sich nun ein Unterschied zwischen den sexuellen und den rein vegetativen Kernfusionen aufzeigen? Vorläufig jedenfalls nicht. Das sehen wir so recht, wenn wir an die Befruchtung bei den Angiospermen denken und uns daran erinnern, daß der eine der beiden befruchteten ♀ Kerne, nämlich der sekundäre Embryosackkern, in der Regel durch Verschmelzung von zwei (oder auch mehr) „gleichgestimmten“ Kernen zustande kam. Und wir gaben an, daß die Reihenfolge, in der die beiden Polkerne und der „zweite“ ♂ Kern verschmelzen, völlig gleichgültig zu sein pflegt.

Vor noch gar nicht langer Zeit glaubte man im allgemeinen mit STRASBURGER (1905c, S. 65), daß eine Fusion rein vegetativer Kerne — abgesehen von der der beiden Polkerne — schwer gelänge. Und doch hatte dieser Forscher (1880a) selbst eine sehr bekannt gewordene Ausnahme beschrieben. Sie bezog sich freilich auch wieder auf das Endosperm, in dem Unregelmäßigkeiten in der Zusammensetzung der Kerne nicht eben selten sind. Bei *Corydalis cava* nämlich sah er, daß ganz normal viele Kerne in eine Zelle eingeschlossen und daß im allgemeinen auch nachträglich keine Wandbildungen dazwischen eingeschaltet werden (vgl. Fig. 342; s. a. S. 216). Kurze Zeit nachher sieht man allgemeine Fusion, und so können selbst bis zu sieben und mehr Nuclei einen gemeinsamen Kern bilden. Bei *Corydalis pallida* (SOLTWEDEL 1881, STRASBURGER 1888, S. 48) sieht man das gleiche. Ich selbst habe dann (TISCHLER 1900) auf den Rat meines Lehrers die Erscheinung näher verfolgt (Fig. 343). Von Interesse ist wieder, daß die Fusion nicht simultan vor sich zu gehen braucht. Auch können die Nucleolen bald miteinander verschmelzen, so daß die Zahl der

Kernkörperchen, aus der STRASBURGER noch die Zahl der fusionierten Nuclei folgern wollte, nur sehr bedingten Wert hat (vgl. auch NĚMEC



Fig. 343. *Corydalis cava.* Eben verschmolzene Kerne im Endosperm, bei a und b ist die Zahl nur noch bestenfalls an der Zahl der Nucleolen zu erkennen; bei c sind dagegen einzelne Nuclearabschnitte ziemlich scharf abgegrenzt. Vergr. 1100. (Nach TISCHLER.)

1910a). Die Fusion der Kerne kann sogar bereits im Embryosackwandbeleg beginnen, ja selbst wenn eine Kernruhe noch nicht eingetreten ist (Fig. 344).

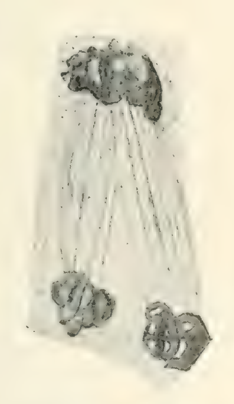


Fig. 344. Verschmelzung zweier Tochterkerne von Nachbarspindeln, bevor sie in Ruhe sind. Die entsprechenden anderen Tochterkerne bleiben unverschmolzen. Vergr. 1540. (Nach TISCHLER.)

Verschmelzungen von Kernen im gekammerten oder ungekammerten Endosperm sind nun auch sonst öfter gesehen worden. SOLTWEDEL (1881) gab das z. B. für *Leucojum*, *Pulmonaria* und *Staphylea* an, J. E. HUMPHREY (1896) für *Canna*, A. ERNST (1901b) für *Tulipa*, ROSENBERG (1901a) für *Zostera*, SAAME (1906) für *Fritillaria*, LAGERBERG (1909) für *Adoxa*, NĚMEC (1910a) für *Secale cereale* (Fig. 345; hier erfolgt nachträgliche Kernteilung in zunächst einkernigen Endospermzellen), *Euphorbia helioscopia* und *Agrostemma Githago*, KUWADA (1910) für *Oryza sativa*, OSTERWALDER (1910) für *Pirus communis*, TISCHLER (1912) für *Ficus Carica*, RENNER (1914) für *Oenothera biennis* und *muricata*, TÄCKHOLM (1914) für *Lopezia coronata*, SCHÜRHOFF (1915) für *Ranunculus acer*, HOLMGREN (1919) für *Eupatorium*, HEIMANN-WINAWER (1919) für *Colchicum* usw. Häufig kann man die stattgehabte Kernverschmelzung auch aus der ungewöhnlich großen Zahl von Chromosomen erschließen (STRASBURGER 1888 für *Allium odorum*, Fig. 346, 1894a, b für Liliaceen allgemein, GUIGNARD 1889d für *Lilium Martagon*, DIXON 1895d und VAN WISSELINGH 1899, S. 169 für *Fritillaria imperialis* usw.). In andern geben die extremen Größen-

differenzen Kunde von der Vereinigung mehrerer Nuclei. Man vergleiche nur die sehr instruktiven Bilder von BUSCALIONI (1898a) (Fig. 347, 348) für *Vicia Faba* oder *Lupinus*. Und aus neuerer Zeit gibt z. B. GOW (1908a) an, daß bei *Arisaema triphyllum* die Kerne „an extreme diversity in size“ zeigten. Manche „Amitosen“ im

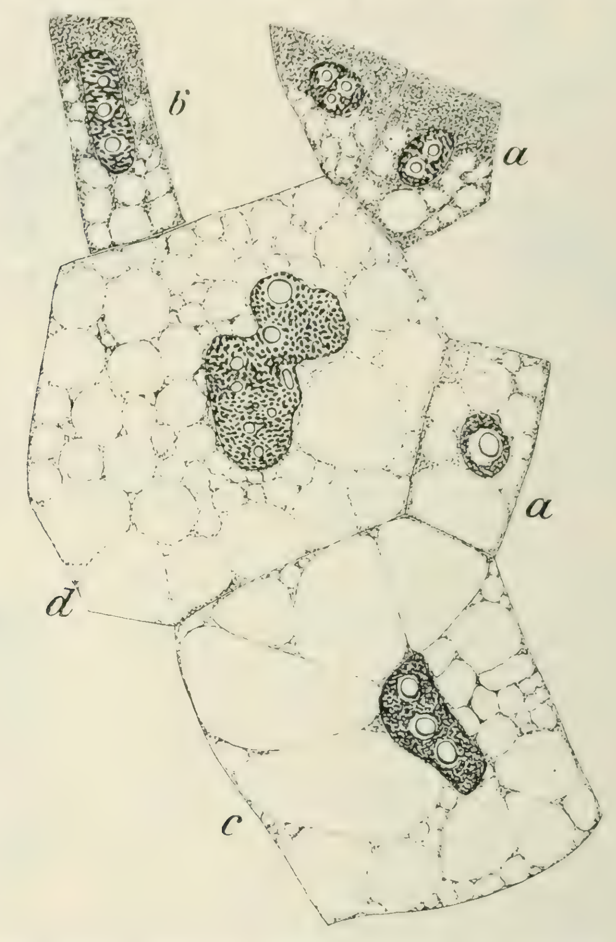


Fig. 345. *Secale cereale.* Verschiedenwertige Zellen aus dem Endosperm. In a haben wir unzweifelhaft normale triploide Kerne; in b wohl syntriploide; in c und d polyploide. (Nach NĚMEC.)

Endosperm sind wohl auch nichts als solche Verschmelzungsstadien (s. oben S. 454). Denn wenn z. B. LONGO (1909a) bei *Ficus Carica* nur Amitosen sah, wo ich bestimmt Fusionen wahrnahm, ist eine „Umdeutung“ seiner Funde wohl erlaubt. Immerhin ist es merkwürdig und vorläufig für uns unverständlich, daß in manchen Fällen Kernfusionen trotz Mehrkernigkeit der Zellen nicht zu gelingen scheinen. Das sah z. B. NĚMEC (1910a) bei *Colutea arborescens*, gelegentlich auch bei *Secale cereale* und ich selbst (TISCHLER 1900) bei *Corydalis cava*. Und bereits HEGELMAIER (1895, S. 15) hatte beschrieben, daß

bei *Adonis*, *Sarothamnus*, *Cytisus*, *Baptisia* und *Cicer* zwar Mehrkernigkeit im Endosperm, aber nie Fusionen eintraten, und die Scheidewände später eingeschaltet wurden.

Im Prothallium von Gymnospermen, in dem ja physiologisch und zellmechanisch die gleichen Bedingungen herrschen wie im Endosperm der Angiospermen, sind auch die nämlichen Kernvereinigungen gesehen Ich nenne die Angaben von SOKOLOWA (1890) für *Juniperus*, JAEGER (1899) für *Taxus*, CAROTHERS (1907) für *Gingko*, PEARSON (1909) für *Welwitschia* und (1915) für *Gnetum*, THOMPSON (1915, 1916) wieder für *Gnetum*, SAXTON (1913b) für *Callitris* usw. Aus den Bildern zu schließen, muß nach JUEL (1904a) bei *Cupressus Goweniana* das gleiche sich abspielen. Ausdrücklich wird dagegen ein Nichtgelingen der Kernverschmelzung von COKER (1903b) für *Taxodium* angegeben.



Fig. 346. *Allium odorum*. Multipolare Spindel aus dem jungen Endosperm. Die große Chromosomenzahl deutet auf zuvorige Kernfusionen hin. Vergr. 1000. (Nach STRASBURGER.)

Recht häufig resultieren Kernfusionen auch in den Tapetenzellen der Antheren, und es ist wieder fraglich, ob nicht viele der hier beobachteten Amitosen (siehe S. 458) in diese Rubrik gehören. Ich nenne hier außer den älteren Funden von STRASBURGER (1882b) die Angaben von GOLIŃSKI (1893) für *Triticum*, *Secale*, *Poa* und *Avena*, von DUGGAR (1899) für *Bignonia*, von ANDREWS (1901) für *Magnolia* und *Liriodendron*, von TANNERT (1905) für *Avena*, von H. WINKLER (1906) für *Wikstroemia*, von TISCHLER (1908) für *Mirabilis* (Fig. 349), von TAHARA (1910b) für *Morus*, von BONNET (1911 b, 1912 b) für *Yucca*, *Hyoscyamus* und *Fuchsia* (s. Fig. 350), von WINGE (1914) für *Humulus* (Fig. 351), von GUÉRIN (1917) für *Salvia*, von DUDGEON (1918) für *Rumex*, von MASCRÉ (1919a, b) für *Datura* und andere.

Nicht alle Bilder mit „gelappten Kernen" dürfen wir aber wieder ohne weiteres als Fusionsstadien deuten, da eine Polymorphie der Tapetenkerne sehr häufig ist und Zerfallserscheinungen bereits eingeleitet sein können. Bei fixierten Präparaten wird man im Einzelfalle oft nicht zu entscheiden vermögen, was man gerade vor sich hat. Sehen wir daraufhin unsere Figuren an, so ist jedenfalls Fig. 350 beweiskräftiger als Fig. 349 und 351, bei denen zum mindesten eine Gesetzmäßigkeit der Kernverschmelzungen nicht mehr zu beobachten ist.

In Antipodenzellen haben wir, wie wir oben (S. 132) ausführten, ganz ähnliche Gewebe wie im Tapetum. Und wir sehen neben unzweifelhaften Fragmentationen (S. 458) sicherlich auch Fusionen, so nach HUSS (1906) bei *Clematis*, *Aquilegia* und *Trollius*. Daß an Stelle einer normalen Anti-

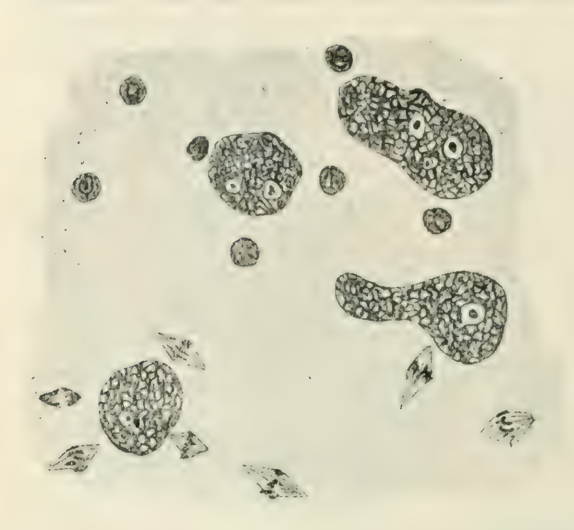


Fig. 347. *Vicia Faba.* Kerne von sehr wechselnder Größe im transitorischen Endosperm. (Nach BUSCALIONI.)



Fig. 348. *Lupinus spec.* Durch Fusion entstandener Riesenkern neben solchen normaler Größe im Endosperm. (Nach BUSCALIONI.)



Fig. 349. *Mirabilis spec.* Tapetenzelle mit vielen Kernen, die anscheinend in Fusion begriffen sind. Vergr. 1800. (Nach TISCHLER.)

poden-Kernausbildung die Nuclei hier von vornherein ganz oder zum Teil fusionieren können, wissen wir gleichfalls von manchen Arten. So beschreiben es W. H. BROWN und SHARP (1911) für *Epipactis*, AFZELIUS (1916) für *Oncidium*, *Phajus*, *Coralliorrhiza* und *Broughonia*, TISCHLER (1917a) für *Lythrum*, M. ISHIKAWA (1918) für *Oenothera* usw.

Von Kernverschmelzungen in Zellen ähnlichen Charakters möchte ich noch die in den „Basalzellen“ des Endosperms bei *Burmannia* (A. Ernst 1909) und die in den Archegonien-„jacket-cells“ bei *Ephedra* (Jaccard 1894, Berridge und Sanday 1907) usw. nennen. Und die Suspensorzellen in manchen Gewächsen, wie die der Leguminosen, in denen wir nur von Amitosen hörten (S. 459), verdienten auch unter dem Gesichtspunkt der Kernverschmelzung neu untersucht zu werden.

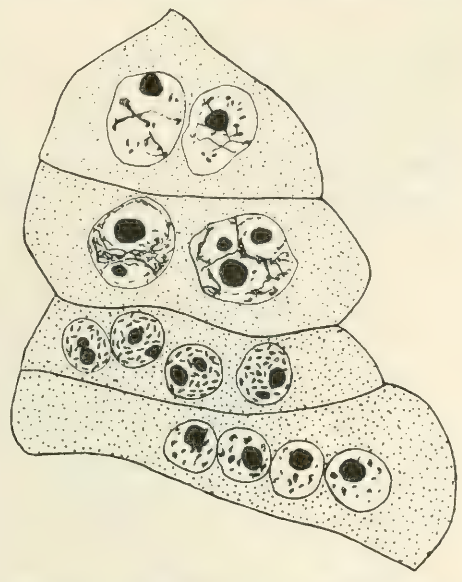


Fig. 350. *Fuchsia spec.* Vier Tapetenzellen, von denen zwei je 4 Nuclei, zwei dagegen je zwei verschmolzene Kerne haben. (Nach Bonnet.)

Ganz besonders eingehend sind jedenfalls in dieser Hinsicht die oft genannten Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen studiert worden (Němec 1904b, 1910a), bei denen die ersten Untersucher, darunter auch wir selbst, nur von Amitosen sprachen (vgl. S. 459). Schon oben hörten wir, daß diese sicherlich in den spätesten Stadien nicht ausgeschlossen sind. Daneben aber existieren auch vorher ganz allgemeine Verschmelzungen.

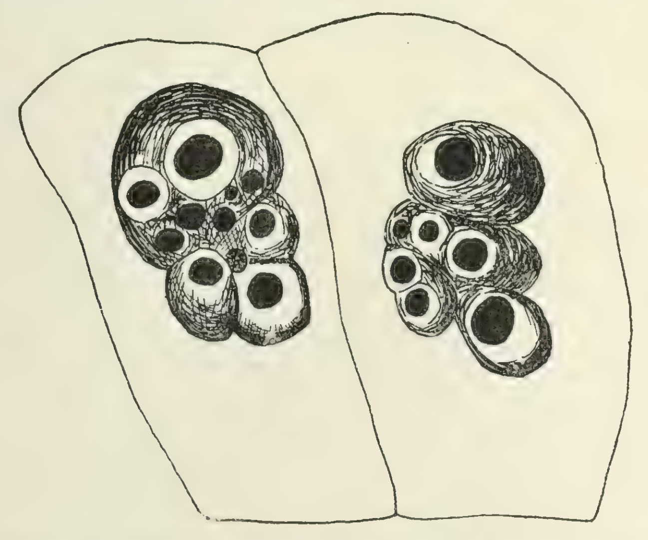


Fig. 351. *Humulus japonicus.* Tapetenzelle mit vielen in Fusion begriffenen Kernen. (Nach Winge.)

Bei *Clerodendron fragrans* konnten sogar 16 Nuclei in einen fusionieren, bei *Coleus hybridus* war die Zahl der Nuclei noch höher. Aber schließlich rücken auch sie soweit zusammen, „bis sie einen

großen maulbeerförmigen Haufen bilden, von dem es schwer zu sagen ist, ob er einen einzigen Kern oder deren viele aneinander dicht gehäufte vorstellt". Und daneben finden sich auch Zellen mit nur 1—3 sehr großen und unregelmäßig gestalteten Kernen, welche zahlreiche Nucleolen enthalten. Gleiche Kernhaufen wie bei *Coleus* deckte NĚMEC auch bei *Pulsatilla vulgaris* (Fig. 352) auf. Interessant war hier vor allem die Gestalt der fusionierenden Kerne, die nicht mehr rund, sondern „in einen spitzen Fortsatz ausgezogen" sind, „welcher zum Centrum der Haufens gerichtet ist" (b). Die Fortsätze berühren sich darauf, und die Kerne können so „zu einem einzigen großen Klumpen verschmelzen, an dem es schwer zu entscheiden ist, ob er einen einzigen oder mehrere dicht aneinander gepreßte Kerne vorstellt" (c). — Die detaillierten Angaben über die sonstigen Riesenzellen und ihre Fusionen (bei *Phlomis tuberosa*, *Cissus hydrophorus*, *Gardenia florida*, *Washingtonia robusta*, *Impatiens Sultani* und *Vitis gongylodes*) mögen im Original eingesehen werden.

An diese Plerom-Riesenzellen dürfen wir unmittelbar die von WÓYCICKI (1910) im hyperhydrischen Gewebe von *Solanum tuberosum* beschriebenen Zellen anschließen (vgl. oben S. 214). Es handelt sich dabei um besondere Intumescenzen, die „traubenförmigen" Charakter annahmen und aus den Spaltöffnungen hervorwuchsen. In dem Periblem, und vor allem wieder im Plerom, fand sich Vielkernigkeit ein. Die Details der karyologischen Bilder sind denen in den *Heterodera*-Gallen so ähnlich, daß sie für diese wohl selbst einen Rückschluß bezüglich der direkten Ursachen ihrer Entstehung gestatten. Durch die Würmer würde so eine „Stauung" des sonst aufsteigenden Wassers erreicht.

Bei *Solanum* bilden also die Fusionskerne (S. 229) „stellenweise lange, spindelförmige Anhäufungen, die wiederum in körniges, vakuolisiertes Plasma eingebettet sind". Zwar können diese polyploid gewordenen Nuclei sich noch mitotisch teilen, im allgemeinen aber zerfallen sie schließlich „in eine Menge von an Form und Größe verschiedenen, sich intensiv färbenden Körnern".

Nur selten kommt es unter normalen Bedingungen zu einer Kernverschmelzung bei meristematischen Zellen an den Vegetationspunkten von Wurzeln und Stämmen, sowie in den Cambien. Ja bis vor gar nicht langer Zeit hielt man sie wohl überhaupt für ausgeschlossen. SCHÜRHOFF (1916a) meinte ein schönes Beispiel für die Sproßspitze von *Asparagus officinalis* in den sogenannten „Spargelköpfen" angeben zu können. Die so entstehenden Riesenkerne lagen nur in bestimmten Teilen und zwar „stets in der Peripherie der jungen Gefäßbündelanlagen". Auch hier aber würde es sich um „lebhaft funktionierendes" Gewebe handeln, und SCHÜRHOFF spricht direkt von einer Analogie zum Tapetum der Pollensäcke. Er glaubt nämlich, daß diese Zellen die Aufgabe haben, die schnelle Beschaffung des Materials für die Gefäßwandungen zu erarbeiten. Miß ARBER (1920, S. 11) leugnet die Richtigkeit von SCHÜRHOFFS Deutungen: wenn einmal bei *Asparagus* Fusionen vorkämen, so seien sie „of entirely subordinate importance". Im übrigen lägen nur besondere Formen von Kernpolymorphie vor, und dadurch würden Fusionen vorgetäuscht. Ich möchte mich ohne weiteres dieser Kritik nicht anschließen; da auch andere Beobachtungen in die Richtung weisen, welche SCHÜRHOFF aufzeigte. Denn ähnliche Kernver-

schmelzungen sind in den jungen Anlagen des Perianths von *Anthurium* nach SAMUELS (1913) da zu finden, wo es sich um Zellen handelt, die später Rhaphiden von Kalkoxalat absondern werden. Schon JOHOW (1880) hatte in manchen kristallführenden Zellen besonders große Nuclei gesehen, und ROTHERT (1900) gab speziell für die Kristallzellen von *Eichhornia speciosa*, CAMPBELL (1905b, S. 336) für die von *Anthurium violaceum* an, daß hier die Kerne wesentlich größer als die der Nachbarzellen seien. Eigene Untersuchungen, die ich neuerdings (TISCHLER 1921) an den Luftwurzeln von *Rhenanthera Maynesii* anstellte, sind der Auffassung günstig, daß hier Kernfusionen die nucleäre

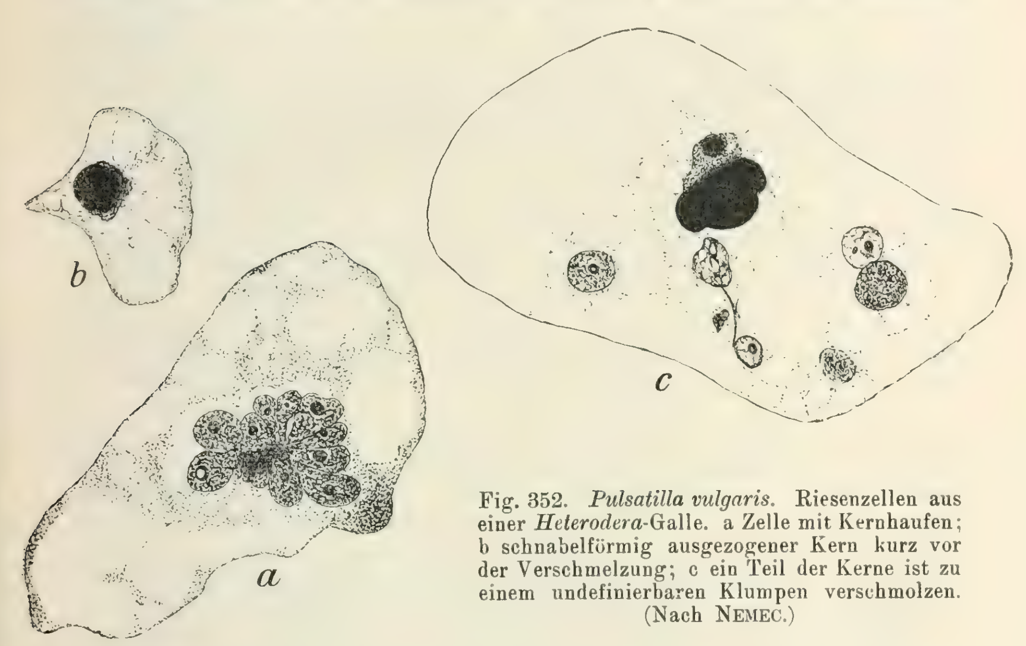


Fig. 352. *Pulsatilla vulgaris.* Riesenzellen aus einer *Heterodera*-Galle. a Zelle mit Kernhaufen; b schnabelförmig ausgezogener Kern kurz vor der Verschmelzung; c ein Teil der Kerne ist zu einem undefinierbaren Klumpen verschmolzen. (Nach NEMEC.)

Vergrößerung bedingen. Schon die Zellen in der unmittelbaren Nähe des Vegetationspunktes zeigten mir überaus schön die Größenunterschiede. Die gewöhnlichen Kerne hatten etwa 8 μ Durchmesser, die der mitten unter ihnen liegenden jungen Rhaphidenzellen einen solchen von 13—15 μ. Hart am Vegetationspunkt sieht man öfters Zellen mit zwei Kernen, die nahe nebeneinander liegen, sowie sonderbare „eingeschnittene“ Nuclei, die wohl Fusionsstadien darstellen. Leider habe ich keine Kernteilungen gesehen, so daß ich aus der erhöhten Chromosomenzahl meine Vermutung nicht definitiv zu beweisen vermag. Die Vergrößerung ist jedenfalls so groß, daß eine „funktionelle“ neben der „chromosomalen“ immer noch vorhanden sein kann[1]).

Gelegentlich mögen Kernverschmelzungen in Meristemen aber auch einfach als „Abnormitäten“ vorkommen (STOMPS 1910 für *Spinacia*-

[1]) Ganz ähnliches hielt übrigens schon CAVARA (1897) bei den Idioblasten von *Camellia* für möglich, die ja einen besonders großen Kern haben. Häufig sah er diese Zellen zuvor zweikernig. Direkte Fusionsstadien hat er indes nicht gesehen.

Wurzeln). Auch NĚMEC (1898b) hatte bereits vor Jahren in den Wurzeln von *Allium cepa* „hyperchromatische“, d. h. durch Kernfusion chromosomenreicher gewordene Nuclei beobachtet.

Ausnahmsweise gelingen Verschmelzungen ferner zwischen den Kernen der Milchsaftröhren (NĚMEC 1910a, S. 122), wo sie ja normal nie vorkommen (ZANDER 1896, SMOLÁK 1904, SPISAR 1906, NĚMEC 1910a, s. oben S. 217, 228). Die Fusionen waren dann zwischen Tochterkernen seltener als zwischen Enkelkernen. So werden wohl auch sonst in mannigfachen Organen niederer wie höherer Pflanzen rein somatische Verschmelzungen nicht gerade allzu selten sein. Für erstere liegt bereits eine ganze Reihe von Beobachtungen vor. Bei Myxomyceten sah v. PROWAZEK (1904) solche in den Plasmodien von *Physarum psittacinum*, JAHN (1911) in denen von *Badhamia* usw. Hier dürften sie bereits eine gewisse „Degeneration“ andeuten. Und ähnlich sind die Kernfusionen in den künstlich hervorgerufenen Plasmodien der Diatomee *Nitzschia putrida* zu bewerten, die O. RICHTER (1909) aus den hier auftretenden „Riesenkernen“ erschließen möchte. Diese Phänomene fanden sich nämlich nur ein, wenn einer oder mehrere notwendige Nährstoffe dem künstlichen Substrat nicht zugesetzt waren. G. M. SMITH (1914, S. 294) sah zufällig Kerne, die nur durch Fusion zweier zu erklären waren, bei der Protococcale *Scenedesmus obtusus.* Und für die Floridee *Delesseria sanguinea* fand es SVEDELIUS (1911, S. 304) ausnahmsweise in den hier vorhandenen mehrkernigen Zellen. Die Verschmelzung konnte dabei auch so vor sich gehen, daß nicht alle Nuclei einer Zelle zu fusionieren brauchten. Was die Pilze anbelangt, so hörten wir schon (S. 494) von den Funden MASSEES (1905) in den Conidien von *Hypomyces.* Ferner beschreibt der gleiche Autor sie in den „Haaren“ gewisser Perithecien und den Cystiden von *Coprinus atramentarius*, MAIRE (1902, S. 187) desgleichen in denen von *Boletus tessellatus* (aber der Kern „ne tarde pas à dégénérer“). GUÉGUEN (1899a, S. 32) sah unter besonderen Versuchsbedingungen gern Kernfusionen im Mycel von *Penicillium „glaucum“* auftreten. W. H. BROWN (1910b) fand im Perithecium von *Leotia lubrica* große „Nährzellen“, die anfangs vielkernig, später durch Verschmelzung einkernig wurden. Als Ausnahme sah er ähnliches (1911b) auch bei *Lachnea scutellata.* F. MOREAU (1911b, 1913a) sah in der Columella von *Circinella conica* und *Rhizopus nigricans* Fusionen unter den stark chromatophilen, bald zur Degeneration neigenden Kernen.

Und für die höheren Pflanzen dürfen wir neben den schon aufgeführten Beispielen in Zukunft mit H. WINKLER (1916) mehr als bisher unter den mehrkernigen Zellen nach Verschmelzungsstadien suchen. Aus der Zählung der Chromosomen konnte dieser Forscher jetzt schon folgern, daß z. B. im Mark, in der Stärkescheide, dem Stammcollenchym Fusionen stattgefunden haben müssen (s. a. oben S. 218).

Ein Mittel nun, um solche künstlich hervorzurufen, haben wir, wenn wir die Möglichkeit von Wanderungen eines Kernes (s. oben S. 176 ff.) in die Nachbarzelle berücksichtigen. Wir wollen nur an FARMER und DIGBYS (1907) Angaben für Farnprothallien oder an die von KNIEP und BENSAUDE (Lit. S. 501) bei den „Schnallen“ von Basidiomyceten erinnern. Freilich braucht das bei Anbringung von „künstlichen Wunden“ nicht ohne weiteres zu glücken, wie NĚMEC (1910a, S. 234) gerade für

Farnprothallien (*Ancimia, Nephrolepis*) feststellte. Sicherlich werden da noch stets eine Anzahl von Bedingungen realisiert sein müssen, die wir in jedem Einzelfall gar nicht zu übersehen vermögen. Aber bei Wurzelspitzen an *Zea Mays*, *Allium Cepa* und *Pisum sativum* glückte es in der Tat (1909b, 1910a), durch bloße Quetschung der Organe und dadurch hervorgerufene Läsionen der Zellwände einzelne Zellen nicht nur 2—3-kernig werden zu lassen, sondern selbst ihre Kerne zur Verschmelzung zu bringen (Fig. 353). Auch dürfen wir wohl unbedenklich die Angaben des gleichen Forschers (NĚMEC 1905, S. 200, 220, 1910a, S. 226) für dekapitierte Wurzeln von *Asplenium decussatum* und *Allium Cepa*, wo er es noch nicht selbst tat, entsprechend umdeuten[1]).

Besonders berühmt ist eine ähnliche Methodik geworden, seit es H. WINKLERS (1916) Geschicklichkeit gelungen ist, auf dem Wege somatischer Zell- und Kernverschmelzung nach Verwundung (Einpfropfen artgleichen Gewebes bei *Solanum*) „syndiploide" Zellen als Ausgangs-

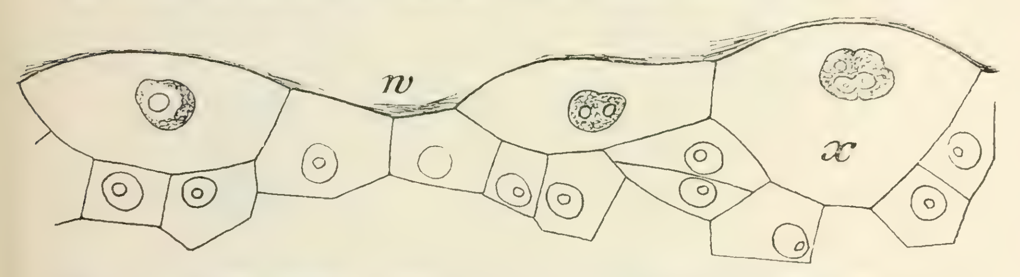


Fig. 353. *Pisum sativum.* Partie aus einer gequetschten und nach zwei Tagen fixierten Wurzel. W = Wundfläche. In den großen Zellen befinden sich Fusionskerne. (Nach NĚMEC.)

punkt für die Bildung von Vegetationspunkten zu erhalten. Konnte er doch, wie wir weiter unten (Kap. 9b) noch hören werden, auf diese Weise „gigas"-Formen an normal diploiden Individuen entstehen lassen. M. E. ist schon jetzt der Beweis geglückt, da die fraglichen Sprosse in ihren Kernen immer genau das doppelte der normalen führen, und spontane Kernfusionen in Meristemen hier nicht vorkommen (s. a. bei STOMPS 1919, S. 79). Ob auch das von dem gleichen Forscher hergestellte *Solanum Darwinianum* einer ähnlichen vegetativen Fusion zwischen *Solanum Lycopersicum* und *nigrum* seinen Ursprung verdankt (H. WINKLER 1910b), ist noch nicht endgültig entschieden. Mir scheint es schon jetzt gesichert. Die Ansicht wird indes von einem so hervorragenden Forscher wie BAUR (1919, S. 275) heftig bekämpft[2]).

Im allgemeinen scheint gerade in meristematischen Zellen eine Kernfusion relativ selten zu gelingen. NĚMEC (1910a) glaubt, daß das daher rühre, weil die Zellen sich noch zu rasch teilen und die Kerne

---

[1]) Siehe auch NĚMEC (1899d) über Verdoppelung der Chromosomen in bestimmten Kernen des Wundgewebes bei *Solanum tuberosum* sowie die Angaben (1910a, S. 233) über den Kallus an isolierten Blättern von *Helwingia rusciflora*, an zerschnittenen Wurzeln von *Taraxacum*, an verwundeten Kernen junger Blätter von *Vigna Catjang* usw.

[2]) Übrigens finden wir bereits bei WRIGHT (1893, S. 288) Angaben dafür, daß nach Pfropfung zwei vegetative Zellen von *Solanum Lycopersicum* und *tuberosum* sich vereinigen können, „forming a cell twice the normal size, which lived and grew". Über die Kernverhältnisse erfahren wir indes hier noch nichts.

zu kurze Zeit die Möglichkeit hätten, sich aneinander zu lagern. Das kann aber wohl kein ausschlaggebender Grund sein, wenn wir an viele

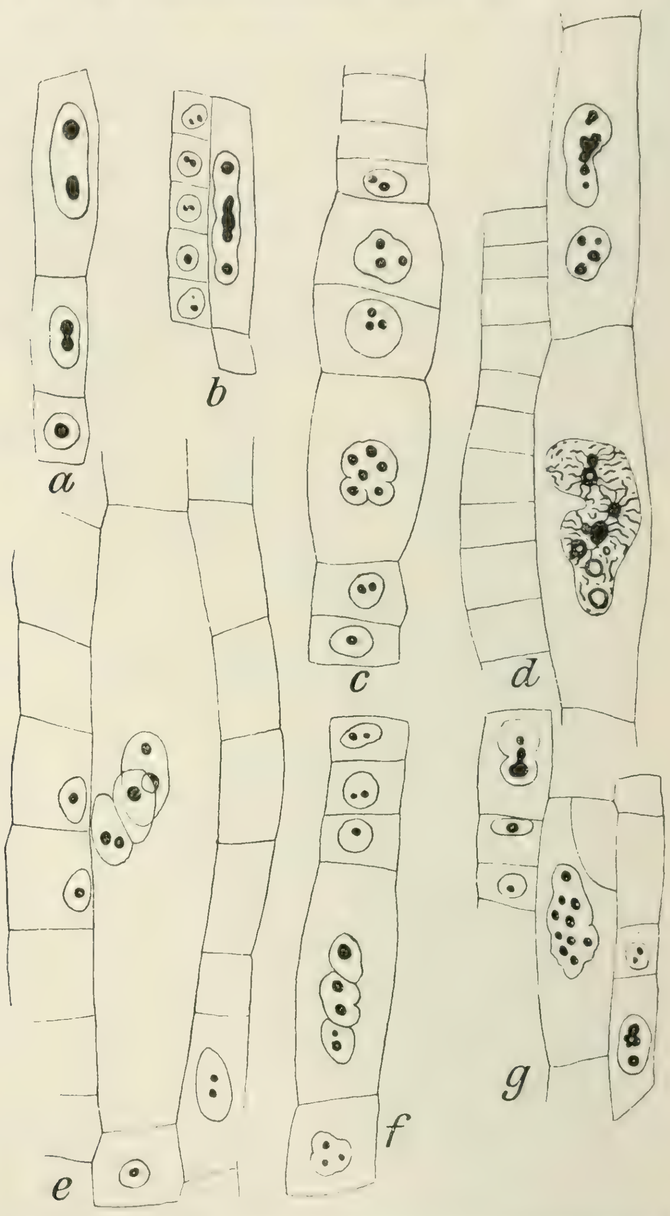


Fig. 354. *Pisum sativum.* Zellen aus einer dreimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzel. In d, e, f, g oktodiploide Zellen mit einem oder mehreren Kernen. (Nach Němec.)

Fälle von Kernfusionen denken, in denen die beiden Nuclei unmittelbar aufeinander zu wandern und sofort verschmelzen.

Neben dem Zustand der Kerne ist sicherlich auch der Zustand des Cytoplasmas stark zu berücksichtigen. Wenigstens fanden wir besonders

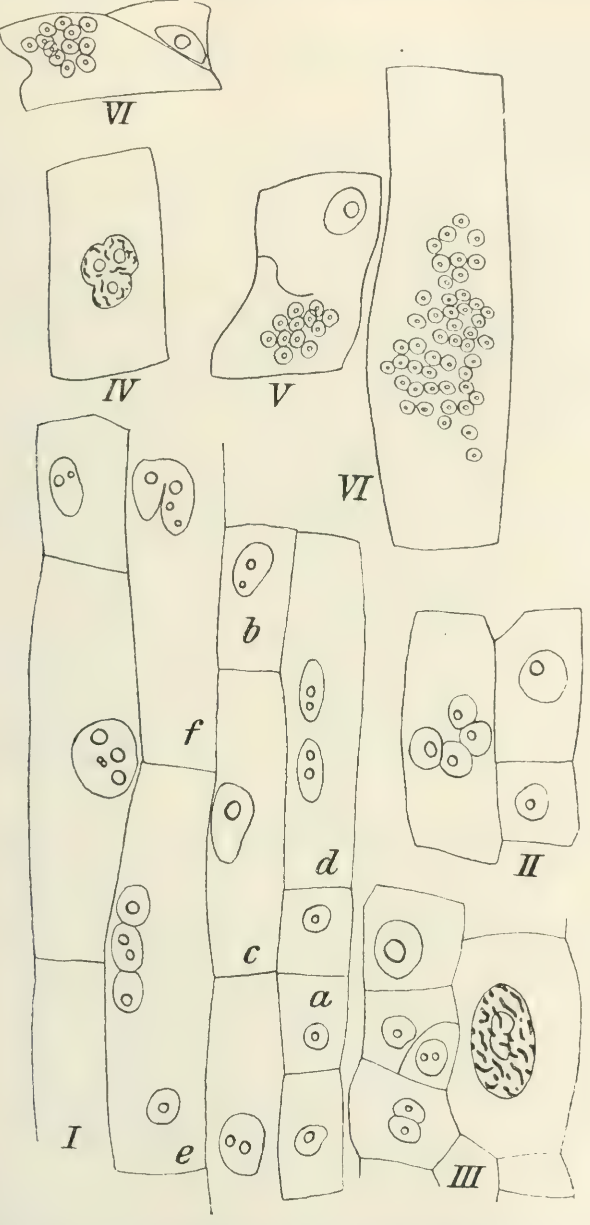


Fig. 355. *Vicia Faba.* Zellen aus einer dreimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzel. Äußerst verschiedenwertige Zellen nebeneinander. (Nach NĚMEC.)

viele Fusionen in Zellen mit schon „gelähmten" senilen Protoplasten als Alterserscheinung. Und künstlich kann Fusion im großen durch Mittel

erzielt werden, die besonders auf das Plasma lähmend wirkten, wie wir an der „gestörten Spindelbildung" kennen lernten. Dahin gehören die Narkotica Äther, Chloroform, Chloral usw. Ein ähnlicher Gedankengang schwebte wohl auch schon R. HERTWIG (1896, S. 49) vor, wenn er meint, daß selbst die Sexualkerne nicht durch gegenseitige Anziehung, „sondern durch Kontraktionen des protoplasmatischen Eikörpers miteinander vereinigt" würden.

Bei *Spirogyra* hatten GERASSIMOFF und VAN WISSELINGH zwar im allgemeinen nur zweikernige Zellen erzielt (s. oben S. 186 und 428; hier auch genauere Literatur), aber doch daneben auch gesehen, daß die Kerne in einen verschmelzen und synhaploid werden konnten. NATHANSON (1900) stellte durch Ätherisieren in der gleichen Gattung bereits allgemeine Kernverschmelzungen fest, wenn er sie auch irrig als Amitosen deutete (s. S. 455). W. v. WASIELEWSKI (1902, 1904) machte für höhere Pflanzen den gleichen Fehler, und erst NĚMEC (1902a, 1903a, b, 1904a) und sein Schüler BLAZEK (1902) bewiesen hier, daß mit verschiedenen Narkoticis echte Kernverschmelzungen auftreten. NĚMEC führte insbesondere das Chloral als für diese Zwecke sehr brauchbar ein und hat auch in seinen späteren sehr ausgedehnten Stadien (1910a) davon den größten Gebrauch gemacht. Außer ihm haben insbesondere STRASBURGER (1907b, 1911), KEMP (1910) und SAKAMURA (1916, 1920) bei den verschiedensten Pflanzen auf gleiche Weise Syndiploidie erzeugt[1]. Auch hier mag aber noch eine vorläufig nicht näher zu analysierende physiologische Stimmung vorhanden sein. Denn wir lesen z. B. bei NĚMEC (1910a, S. 18), daß schon Kerne, die aus der meristematischen Zone herausgetreten sind, in den Wurzeln von *Vicia*, *Pisum*, *Lilium*, *Lupinus Dolichos* und *Vigna* nicht mehr verschmelzen. Bei *Lilium*-Wurzeln sah er besonders, daß am Übergang des Meristems zur Streckungszone zwar noch Fusion zu erfolgen pflegte, aber daß der Kern dabei seine unregelmäßige Gestalt behielt und sich nicht wie sonst zu einer Kugelform abrundete.

Durch mehrmaliges Chloralisieren, das in bestimmten Abständen erfolgte (vgl. Fig. 354—355), konnten auch die schon fusionierten Nuclei zu neuer Verschmelzung gebracht und die Chromosomenzahl auf das mehrfache der ursprünglichen erhöht werden. Nur machte es NĚMEC (1910a, S. 31) den Eindruck, daß die „didiploiden Kerne schwieriger miteinander verschmelzen als diploide, und wenn sie dies auch tun, daß sie zur amöboiden Gestalt inclinieren". Häufig werden daneben auch ganz kleine Nuclei beobachtet. Wahrscheinlich haben sich hier einzelne bei dem Chloralisieren versprengte Chromosomen in dieser Weise umgeformt. Weniger wahrscheinlich erscheint mir die auch von NĚMEC discutierte Möglichkeit, daß es sich dabei um Abschnürungen von einem der großen Kerne handelt. — Selbst oktodiploide Kerne konnten (vor allem bei *Pisum*) noch erzielt werden. Sie haben aber meist bereits abnorme Gestalt; die Grenze der „zulässigen" Chromosomenhöhe ist eben bei ihnen überschritten. Annähernd normal war ihre Form nur, wenn sich die Nuclei in einer sehr langen Zelle befanden und „wurm- oder spindelförmig" waren. Trotz ihrer sehr hohen Chromosomenzahl (bei

[1]) Freilich arbeitete dieser Forscher daneben noch mit zahlreichen anderen narkotischen Stoffen.

Pisum 16 × 7 = 112 Chromosomen) konnten sie sich noch mitotisch teilen, wenigstens sah Němec ganz regelmäßig Spireme als Vorbereitung zur Mitose.

Daneben gab es aber auch Zellen (z. B. bei *Vicia*), die statt eines großen Fusionskerns eine große Menge von winzig kleinen aufwiesen. Jedes Chromosom hatte sich anscheinend zu einem kleinen Karyomer ausgebildet (vgl. oben S. 332).

Sakamura (1920) machte weiterhin darauf aufmerksam, daß bei dem Chloralisieren nicht nur fertige Kerne miteinander verschmelzen, sondern auch Fusionen derart vorkommen, daß sich die Tochterchromosomen während der Teilung in einen „Monaster" reconstruieren (vgl. oben S. 427). Aus einem diploiden Nucleus kann natürlich auf diese Weise gleichfalls ein syndiploider werden.

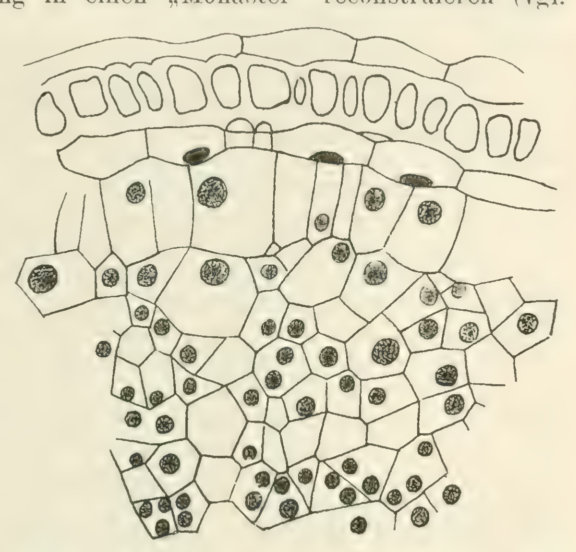


Fig. 356. *Humulus Lupulus.* Somatische Entwicklung des ♂ Archespors bei einem gynomorphen Männchen. (Nach Winge.)

Wóycicki (1906), Němec (1910a) und Sakamura (1920) haben nun ferner die Wirkung von narkotischen Stoffen auf das sporogene Gewebe verschiedener Pflanzen (*Larix*, *Taxus*, *Lilium*, *Equisetum*, *Vicia*) näher studiert. Auch hier war es ebenso wie in den somatischen Zellen möglich, Kernfusionen zu erreichen und damit die Chromosomenzahl künstlich zu erhöhen. Das glückte sowohl für die Kerne der Pollen-Mutterzellen, wie für die der jungen Pollenkörner. Wir werden später hören (Kap. 9b), wie sich das vielleicht für die Fragen der Vererbungslehre nutzbar machen läßt. Während in vielen Fällen die Teilungsfolge der Zellen dabei nicht beeinflußt wird, entsteht in anderen ein rein somatisches Gewebe anstatt der Pollenkörner. Es ist, wie man sich auch auszudrücken pflegt, wenn man derartiges „spontan" auftreten sieht, eine „Vergrünung" eingetreten. Zahlreiche Funde aus der freien Natur, namentlich bei Gallenbildungen, beweisen, daß neben der Narkotisierung auch andere Zellgifte existieren, die die Produktion ähnlicher Zellen erreichen. Ja selbst schon bei einer abnormen Wirkung der das Geschlecht bedingenden „Gene", wie sie bei „Intersexualität" (Kap. 9d) vorkommt, sehen wir ähnliches. In Fig. 356 haben wir einen Teil eines „gynomorphen Männchens" von *Humulus Lupulus* nach Winge (1914). Die Antheren enthalten statt des Archespors ein somatisches Gewebe, das z. Tl. aus vielkernigen Zellen besteht.

Ebenso wie die oben genannten Narkotica Äther, Chloroform, Benzol, Chloral usw. ist auch von Wóycicki (1909) für *Cladophora fracta*

das Leuchtgas herangezogen worden, um Karyogamie und die Bildung polyploider Nuclei zu erreichen. Ja schon durch abnorme Temperaturen, die ebenfalls das Cytoplasma lähmen, können Kernfusionen ausgelöst werden (SCHRAMMEN 1902). So werden wohl manche „Amitosen“ der Autoren zu deuten sein (vgl. auch die neuerliche Zusammenfassung bei DE MOL 1921, S. 18).

Ein causales Verständnis dafür, warum gewisse Kerne miteinander verschmelzen können, während in scheinbar ganz homologen Fällen die Fusion fehlt und Mehrkernigkeit erhalten bleibt, haben wir leider noch nicht (vgl. auch NĚMEC 1910a, S. 427ff.) Sonderbar ist gleich die Tatsache, daß die Kernfusionen z. B. in den Periplasmodien (s. TISCHLER 1915a), in denen die Bedingungen für sie doch „so günstig“ zu liegen scheinen, und trotzdem sie in geschlossenen Tapetenzellen ja so oft zu sehen sind, gar nicht vorzukommen brauchen.

Aber soviel wissen wir aus der physikalischen Chemie doch bereits, daß bei Verschmelzung von Flüssigkeitströpfchen die Beschaffenheit der Oberflächen von entscheidender Bedeutung ist (EULER 1909, S. 276, KÜSTER 1909b, 1910b, NĚMEC 1910a, S. 429). Daher dürfen wir vielleicht auch die Oberflächenbeschaffenheit der Kerne als wichtigste Ursache dafür annehmen, falls im gegebenen Falle eine Fusion gelingt. Das kann z. B. bei Temperaturveränderung oder bei anderem osmotischem Druck erreicht werden, wenn es ursprünglich nicht möglich ist. Insbesondere könnte aber die Behandlung mit Narkoticis die „lipoiden Stoffe“ der Kernoberfläche herauslösen und damit die nötigen Veränderungen einleiten. Doch dürfen wir keinesfalls darin allein die Wirkung der genannten Substanzen sehen, da ja auch das Zueinanderwandern der Kerne noch gesondert erklärt werden müßte. Vielleicht kann ferner auch der jeweilige Ruhezustand der Kerne irgend eine Rolle dabei spielen (NĚMEC 1910a, S. 421). Und es ist nicht ausgeschlossen, daß hier wieder elektrische Potentialdifferenzen, auf die KELLER (1918) mit Nachdruck hinweist, ein causales Moment bedeuten. Gar nichts wissen wir weiterhin über die Frage, ob irgend welche ähnlichen Differenzen, wie wir sie für die Verschmelzung von Sexualkernen oben (siehe S. 490ff.) postulierten, allgemein vorhanden sein müssen und ob überhaupt ein prinzipieller Unterschied zwischen sexueller und vegetativer Fusion gemacht werden darf oder nicht. Sexuelle Fusionen kommen einmal an bestimmter Stelle im Organismus vor, vegetative gelegentlich, wie es der „Zufall“ will. Nur die „Polkerne“ (s. oben S. 482ff.) fusionen ganz regelmäßig neben sexuellen, aber sie sind den Geschlechtskernen doch „nahe Verwandte“. Sind sie in ihrer sexuellen Stimmung so verschieden, wie z. B. die ♀ Kerne im parthenogenetischen Ascogon (s. S. 493), so würden sie doch einem ♂ Nucleus gegenüber beide „♀“ sein können (vgl. oben S. 491).

Zum Schluß wollen wir uns noch daran erinnern, daß auch im Verlaufe einer normalen oder abnormen Mitose „Karyomeren“ auftreten konnten (s. oben S. 332, 434), die später zur Fusion gelangen. Hier haben wir also zeitlich unmittelbar aufeinander folgend die Unmöglichkeit einer Fusion dieser Kleinkerne und bald darauf doch die absolute und restlose Verschmelzung. Vielleicht kann man auch von hier aus dem Problem der Kernfusion beizukommen versuchen.

---

9. Die Chromosomen und ihre Bedeutung für Stammes- und Erblichkeitsforschung

a) Die Frage nach der Konstanz der Chromosomenzahl im Organismus

Inhalt: Historisches über die Chromosomen-Individualität. Beobachtungsfehler bei Chromosomenzählungen. Abweichungen von der typischen Zahl in somatischen Kernen. Unvollständige Trennung der Chromosomen während der Mitose. Trennung der Chromosomen in Chromomeren. Die „Trabanten"-Chromosomen. Gewebe mit besonderem Stoffwechsel und infolgedessen besonderen Kernen und Abweichungen von der typischen Chromosomenzahl. Aufzählung der bekannt gewordenen Chromosomenzahlen.

Wir haben in den vorigen Kapiteln die bei der Kernteilung und Verschmelzung sich abspielenden Vorgänge näher behandelt, und wir stießen dabei stets auf die „Einheiten" des Nucleus, die wir Kernsegmente oder mit dem von WALDEYER (1888) geprägten Ausdruck Chromosomen nannten. STRASBURGER sah bereits (1882 b), daß in einzelnen Fällen immer die gleiche Zahl auftrat. So fanden sich im Kern der Pollen-Mutterzellen von *Fritillaria* und *Lilium* stets 12, in dem von *Alstroemeria* 8 und in dem von *Hosta* 24 Chromosomen ein. Auch bemerkte der gleiche Forscher, daß sie bei letztgenannter Gattung eine sehr ungleiche Länge aufwiesen. Bald darauf trat dann GUIGNARD (1885 a) an STRASBURGERS Seite, nachdem er anfangs (1883) noch geglaubt hatte, daß die Chromosomenzahl nur innerhalb eines Organs als konstant anzusehen sei. Neben Beispielen für völlige Konstanz der Zahl entdeckte er aber auch den seitdem oft zitierten Fall, wonach bei der Teilung des primären Mutterkernes im Embryosack von *Lilium* nur der obere Tochterkern die üblichen 12 Segmente besitzt, der untere dagegen eine größere Zahl von ihnen aufweist (s. oben S. 246).

Die Vertiefung der mit der Chromosomenforschung im Zusammenhang stehenden Probleme ging jedoch, wie bei so vielen anderen karyologischen Gedankengängen, von der Zoologie aus. Schon 1883 betonte VAN BENEDEN die Wichtigkeit der Tatsache, daß bei *Ascaris* die Chromosomen von Ei- und Spermakern in gleicher Zahl aufträten. Dann lehrte vor allem RABL (1885) die Zahlenkonstanz der Chromosomen, und, gestützt auf eigene wie auf fremde Untersuchungen, sprach im Jahre 1888 (S. 175, Sep.) TH. BOVERI den Satz aus, „daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat. Die im allgemeinen herrschende Konstanz der Elementenzahl erklärt sich daraus einfach so, daß im regulären Verlauf von den beiden aus einer Teilung entstehenden Tochterzellen die eine genau die gleiche Zahl von Elementen enthält, wie die andere, nämlich die Zahl, die auch in der Mutterzelle bestanden hat." Diese Gleichmäßigkeit wird später von BOVERI das „Grundgesetz der Zahlenkonstanz" genannt.

Im selben Jahre nahm STRASBURGER (1888, S. 35 ff.) die Chromosomenforschung wieder auf. Uns ist daraus besonders bemerkenswert, daß er für eine volle Konstanz, zumal in den vegetativen Geweben der Pflanzen, nicht glaubt eintreten zu können. Denn es fänden sich, so besonders in den Endospermen, zu beträchtliche Schwankungen. Die „Neigung zur Reduktion der Segmentzahl in den generativen Zellen"

ließ sich zwar nicht verkennen, genau wie es FLEMMING (1887) wollte, aber sie schien ihm noch nicht von prinzipieller Wichtigkeit zu sein. Denn einzelne Pflanzen wie *Convallaria* und *Muscari* schienen sie nicht zu besitzen. Es folgen die wichtigen Arbeiten von GUIGNARD (1889 d. 1891 b c); aber erst infolge der Arbeiten E. OVERTONS (1893 a b) trat dann deutlich hervor, welche zentrale Rolle das „Reduktionsproblem" in der ganzen Chromosomenforschung spielt. Und STRASBURGER (1894 a b) beeilte sich, sich E. OVERTON anzuschließen (vgl. auch HAECKER 1895 c), weitreichende Konsequenzen zu ziehen und damit ein neues aussichtsreiches Arbeitsfeld zu begründen. Immer mehr und mehr ergab sich die Richtigkeit von RABLS und TH. BOVERIS genialer Problemstellung, das „Gesetz der Zahlenkonstanz" wurde immer mehr und mehr gesichert, und damit kam die Frage nach einer „Individualität" der Chromosomen in eine Beleuchtung, die es lohnen mußte, zu beweisen oder zu widerlegen. Trotzdem fehlte es nie an Autoren, die die ganze Lehre zu Fall zu bringen suchten, wohl in erster Linie aus dem Gefühl heraus, daß manche Karyologen, von ihren Kombinationen hingerissen, etwas gar zu optimistisch ihre hypothetischen Vorstellungen sogleich zum Fundament für größere und weiter reichende Ideen-Gebäude benutzten, die in schwindelnde Höhen zu führen schienen. Und doch hat sich schließlich gezeigt, daß es sich nicht um „Luftbauten" handelte und daß das Fundament das weitere trug. Lange Zeit operierten die Gegner der Individualitätslehre vor allem damit, daß während der Kernruhe ja die Chromosomen scheinbar als Sondergebilde ganz verschwunden seien und sich in der nächsten Prophase neubilden müßten. Wir haben indes diesen Einwand schon oben (S. 331, 334) ausführlich bekämpft, indem wir zeigten, wie nur infolge weitgehender Alveolisierung die chromatische Substanz in eine andere Verteilung käme[1]). Zudem erklärte TH. BOVERI (1904) in einer Zusammenfassung noch ausdrücklich, daß es ihm auf das „Chromatin" als solches bei der Abgrenzung der Chromosomen nicht ankomme. Das wurde in der Folgezeit selbst von einem so ausgezeichneten Forscher, wie es FICK (1905, 1907) ist, nicht immer gewürdigt. Wir haben schon (TISCHLER 1915 b) in einer Behandlung der ganzen Individualitätsfrage nach Möglichkeit die erhobenen Gegenargumente zu widerlegen versucht. Und derjenige Kritiker, der mit besonders großem Eifer alles zusammengetragen hatte, um die verhaßte Lehre zu Fall zu bringen, DELLA VALLA (1909, 1911, 1912, 1913) hat bisher, soweit mir bekannt ist, auf meine Ausführungen nicht geantwortet. Auch an dieser Stelle sei in Kürze meine Polemik gegen den kenntnisreichen italienischen Autor wiederholt, weil andere Forscher ähnlich argumentiert haben.

So macht DELLA VALLE den Autoren den Vorwurf, daß häufig bei den Chromosomenzählungen Beobachtungsfehler vorlägen und falsche Zahlenangaben in die Literatur eingeführt seien. Das läßt sich gewiß nicht leugnen, und WINGE, ein Anhänger der Individualitätslehre, glaubt (1917, S. 30), daß solches sogar in beträchtlichem Maße vorkomme, weil man oft unwillkürlich nach „schönen", d. h. erwarteten, Zahlen suche und sich in zweifelhaften Fällen dann von dieser Voreingenommenheit

[1]) Vgl. noch besonders die Ausführungen MAC CLUNGS bei SHARP (1921, S. 166—168).

leiten lasse. Natürlich müssen solche Fälle völlig aus der weiteren Diskussion ausscheiden, sowie der Irrtum einmal erkannt ist. Oft ist es ganz außerordentlich schwierig, sich absolute Klarheit zu verschaffen. Ich erinnere da an ein so berühmtes Beispiel aus der Zoologie, wie es *Zoogonus mirus* ist, an dem vier Forscher von Ruf, wie GOLDSCHMIDT (1905, 1909), A. und K. E. SCHREINER (1908) und GRÉGOIRE (1909) zu so verschiedenen Resultaten kamen und sich z. T. diese Zählungen in leidenschaftlich schroffer Weise vorwarfen. Und noch instruktiver ist vielleicht, daß man selbst für die doch reichlich oft studierte Species *Homo sapiens* noch immer nicht genau weiß, ob wir 12 oder 24 Haploidchromosomen annehmen sollen (vgl. z. B. die Zusammenfassung bei SHARP 1921, S. 362). Ich erinnere aber auch an botanische Beispiele aus neueren Zeiten, bei denen der Autor wußte, wie viel auf die Chromosomenzahl ankam. So hat J. B. OVERTON bei *Thalictrum purpurascens* anfangs (1904) nur 12 anstatt der richtigen Zahl von 24 (1909 a) Haploidchromosomen gezählt. So hat selbst STRASBURGER, der doch wohl mit die größten Erfahrungen in Chromosomenzahlen hatte, noch (1904 b) für *Rosa* 8 anstatt 7 (TÄCKHOLM 1920, BLACKBURN u. HARRISON 1921) und anfangs für *Mercurialis annua* (1909 a) 7 anstatt 8 (1910 c), für *Cannabis sativa* (1909 a) 9 anstatt 10 (1910 c) Chromosomen zu sehen geglaubt. Weit unerklärlicher ist mir aber die Tatsache, daß bei *Triticum sativum* gar 6 Beobachter (E. OVERTON 1893 a, GOLIŃSKI 1893, KÖRNICKE 1896, NAKAO 1911, BALLY 1912, 1919 a und DUDLEY, mitgeteilt bei EAST 1915) nur 8 Chromosomen zählten, während SPILLMANN (1912) mit ca. 40 Diploiden schon der Wahrheit ganz nahe kam und erst SAKAMURA (1918) und KIHARA (1919 a) sie dann auf 21 feststellten! Ferner fanden A. ERNST und CH. BERNARD (1912 a b) für *Burmannia Championii* anfangs nur 6, später 12 Chromosomen und für *B. coelestis* ca. 15—18 (resp. 30—36 diploide); tatsächlich waren jedoch, wie SCHOCH (1920) neuerdings zeigte, die Zahlen in beiden Fällen 32—36. Und um endlich nicht nur fremde Versehen hervorzuheben, sei noch erwähnt, daß ich selbst (TISCHLER 1906 a) für *Ribes intermedium* und *Gordonianum* früher 8 Chromosomen zu sehen meinte, eine erneute Nachprüfung (1921) mir dagegen je 12 zu Gesicht führte.

Noch viel schwieriger werden die Zählungen werden, wenn die Chromosomenzahlen entsprechend höhere sind. So sind mir gleich, ebenso wie DE LITARDIÈRE (1912 a), die starken Schwankungen verdächtig, welche FARMER und DIGBY (1907) für ihre Farne beschrieben, um so mehr als YAMANOUCHI (1907, 1908 a—c) bei verwandten große Konstanz bemerkte.

Unter das gleiche Rubrum der reinen Beobachtungsfehler, die keine „Hilfshypothesen“ sind, wie sie DELLA VALLE spöttisch benennt, ersonnen, um das gewünschte Gesetz zu retten, gehört auch der von DELLA VALLE gerügte Fall, daß typische und allotype Mitosen verwechselt werden. Ich leugne nicht, daß es im Einzelfalle manchmal schwer zu sagen ist, ob eine Chromosomenlängsspaltung erfolgte oder nicht, ferner ob ein Chromosom uni- oder bivalent ist. Ein sehr genau darauf gerichtetes Studium hat bisher immer auch eine Bestätigung der erwarteten Gesetzmäßigkeit gegeben. Ich denke hier besonders an die schönen Studien ROSENBERGS (1917) bei *Hieracium*-Arten mit ihren scheinbar so wechselnden und unübersichtlichen Zahlenverhältnissen. Der Wechsel

kommt, wie wir sahen (S. 438 ff.), dadurch zustande, daß hier die gegenseitige „Affinität" zwischen den Einzelchromosomen sehr variieren kann. Wenn man die Doppelwertigkeit der Chromosomen in der einen Gruppe, die Einfachheit derer in der anderen nicht erkennen würde, müßte man in der Tat zu Vorstellungen kommen, wie sie DELLA VALLE und seine Anhänger vertreten. Die Analyse hat indes noch jedes Mal unsere Theorie geradezu glänzend bestätigt.

Auch bei richtiger und einwandfreier Chromosomenzählung und unter Berücksichtigung aller möglichen Fehlerquellen läßt sich aber, und zwar meist in somatischen Kernen, häufiger eine Chromosomenzahl erkennen, die der von uns als diploid angesehenen nicht entspricht. Hier scheint somit wirklich eine gewisse Variation zu herrschen. Diese ist sicherlich größer, als manche Autoren vielleicht denken, worauf neuerdings H. WINKLER (1916), STOMPS (1916), WINGE (1917) usw. hinwiesen. Das wurde aber bereits vor 30 Jahren bei der Aufstellung der Chromosomengesetzmäßigkeit berücksichtigt, wie die Arbeiten TH. BOVERIS (1888, 1890, S. 374), VOM RATHS (1894) und STRASBURGERS (1894 a b) beweisen.

Die „unrichtigen" Chromosomen könnten nun zunächst ganz abgesehen von Unregelmäßigkeiten bei der Mitose von einer nicht völligen Trennung der Kernsegmente abhängen, wodurch die Zahl kleiner als die erwartete werden muß. Das kann selbst bei der heterotypen Teilung vorkommen, bei der wir für gewöhnlich doch besonders klar die einzelnen Chromosomen abgesondert erhalten. Wenigstens geben GATES (1920) sowie GATES und REES (1921) für *Lactuca* an, daß sie hier in etwa 50 % aller Fälle während der Metaphase anstatt der 9 haploiden Chromosomen nur 7 oder 8 zählten. Häufiger kennen wir es von somatischen Kernteilungen her. In extremem Maße ist das z. B. der Fall bei *Wikstroemia indica* nach STRASBURGER (1909 a b), bei der oft nur ca. 28—30 anstatt der tatsächlich vorhandenen 52—54 da zu sein scheinen. Die Chromosomen sind hier sehr deutlich ungleich lang, und das deutet bei Berücksichtigung der gleichmäßigen Formen in den allotypen Mitosen auf unvollständige Trennung hin. Ähnlich liegt es bei *Hosta Sieboldiana* (STRASBURGER 1900 a, S. 45, 1905 c, S. 16, SYKES 1908 b), *Ricinus communis* (NĚMEC 1910 a, SUESSENGUTH 1921) und *Dioscorea sinuata* (SUESSENGUTH 1921); doch kann man hier immer „auch" die richtige Zahl finden. Hierher gehören wohl ferner die älteren Zählungen vom ♀ Prothallium der Gymnospermen und den vegetativen Geweben bei *Lilium*, die DIXON (1894, 1895 a) brachte, ebenso wie die „zu niedrigen Zahlen", die man in alter wie neuer Zeit in Endospermen auffand.

Wie eine nicht völlige, so kommt auch eine zu weit gehende Trennung der Chromosomen, d. h. ein Zerfall in die „Chromomeren", vor. Das gilt in erster Lininie für die Zählungen in Meta- und Anaphasen. LUNDEGÅRDH (1912 a, S. 431) sagt dazu schon treffend: „Nach der Auflösung der Kernmembran werden die Chromosomen so vielen neuen Beeinflussungen ausgesetzt, daß sie . . . sehr häufig quersegmentiert werden . . . Ob die Chromosomen . . . ganz bleiben oder sich segmentieren, ist ganz nebensächlich, eben weil die prophasische Stoffverteilung eine viel konstantere Erscheinung ist als die Verhältnisse, die den inneren Zusammenhang der einzelnen Chromosomen in der Meta- und Anaphase regeln." So sah LUNDEGÅRDH selbst (1910 b, S. 192) bei seinen sehr

genauen Studien, daß *Vicia Faba* anstatt ihrer Normalzahl von 12 nicht selten auch 13, ja 14 oder 15 Chromosomen zu haben scheint. Ja (1912 a, S. 418) die 12-Zahl sah er nur in 35% aller Fälle. Die Teilung der Chromosomen braucht dabei nicht in der Mitte vor sich zu gehen, während z. B. bei *Allium Cepa* (s. Fig. 357) die Trennung in je 2 Chromomeren meist genau an der in der Mitte befindlichen Biegung erfolgte (vgl. auch FRASER und SNELL 1911). Von neueren Autoren nenne ich D. CARRUTHERS (1921); diese sah, daß die Chromosomen von *Hyacinthus* in der Anaphase gern in mehrere Teile zerreißen[1]).

Eine überaus eingehende Analyse verdanken wir in dieser Beziehung HANCE (1918) für *Oenothera Lamarckiana scintillans.* Die Art hat 15 diploide Chromosomen. Und zwar finden sich zwei Serien zu je 7 und ein unpaares Chromosom. Es wurden nun in vielen vegetativen Zellen Zahlen bis zu 21 bemerkt. Aber sehr genaue Chromosomenmessungen zeigten, daß „the sum of the lengths of the chromosomes is the same, whether the number be 15, 16, 17, 18, 19, 20 or 21“. Die über 15 befindlichen Chromosomen dürfen somit nur als isolierte Chromomeren von größeren betrachtet werden. „When these fragments are joined to certain chromosomes . . . and when the chromosomes are rearranged according to the new lengths, it is found that the pairing is much more obvious and that the new length relation of the pairs is practically identical with those existing in the type group“.

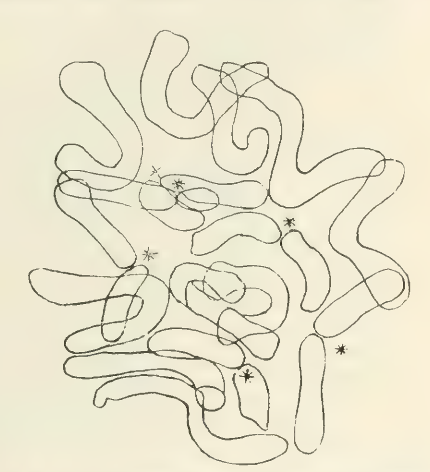


Fig. 357. *Allium Cepa.* Polansicht einer Äquatorialplatte mit 16 Chromosomen. Bei den mit * bezeichneten Stellen ist ein Zerfall in die Chromomeren eingetreten. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Der Zerfall in die Chromomeren kann durch künstliche Beeinflussung der Kernteilungen noch sehr vergrößert werden, wie das KÖRNICKES (1905) Erfahrungen bei Radiumbestrahlung, WÓYCICKIS (1906) und SAKAMURAS (1915, 1916, 1920) bei Narkotisierung, LUNDEGÅRDHS (1914a) bei hohen Temperaturen beweisen (vgl. oben S. 368, 428).

Auch scheint es, daß einfach die besondere Stoffwechseltätigkeit der ganzen Zelle in gleicher Richtung wirken kann. Ein sehr instruktives Beispiel beschrieb hier FRISENDAHL (1912) für den unteren Kern des zweikernigen Embryosacks von *Myricaria* (Fig. 358). Bei den im späteren Sommer blühenden Individuen konnte nämlich die Chromosomenzahl scheinbar hier von 12 auf 24, ja bis auf 70 (!) steigen. Schließlich sahen die „Chromosomen“ wie kleine Chromatinkörner aus. Er meinte, daß die Überernährung des Kerns das Phänomen hervorrief, das so tief „in die feste Maschinerie der Karyokinese“ eingreift und das „so nahe an der Grenze des Pathologischen liegt“. Ganz ähnlich dürfte sich nach

[1]) DE MOL (1921) glaubt hier freilich mehr an künstliche Zerteilung infolge der Präparation.

PALM (1915) auch *Piper subpeltatum* verhalten, bei dem in den gleichen Kernen die Zahl der „Chromosomen" von 12 auf 50—60 zu steigen scheint.

Aber wir sind jetzt wohl sicher (s. a. SAKAMURA 1920), daß wir es hier wieder durchweg mit einem Zerfall in die Chromomeren zu tun haben. Und ähnlich dürfen wir auch die bekannten „Diminutionsvorgänge" bei *Ascaris* deuten, die seit TH. BOVERIS Studien (1887, 1899, S. 384, 1904, S. 26; vgl. auch HERLA 1893) so oft zitiert worden sind.

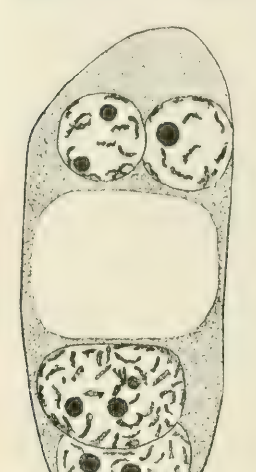


Fig. 358. *Myricaria germanica.* Vierkerniger Embryosack mit vergrößerten Chalazalkernen. Vergr. 1500. (Nach FRISENDAHL.)

Es sind, in solcher Beleuchtung gesehen, in der Tat alle Chromosomen „Sammelchromosomen", aber man darf nun nicht ad libitum jede nicht erwartete Zahl mit dieser „bequemen" Hypothese beschönigen, sondern man muß sich sagen, daß ein Zerfall in die Einzelkonstituenten eines Chromosoms eine Ausnahme ist, und man muß nun darnach suchen, wie es z. B. SAKAMURA (1920) tut, die „Chromomeren-Individualität" festzulegen[1]). Studien im Sinne von HANCE (1918) werden da unumgänglich sein.

Auch die Frage der „Trabanten"- oder „Satelliten"-Chromosomen regelt sich jetzt unter diesem Gesichtspunkte. S. NAWASCHIN beschrieb nämlich für *Galtonia candicans* (1912), *Muscari tenuiflorum* und *Fritillaria tenella* (zit. bei TSCHERNOYAROW 1914) unter den somatischen Chromosomen kleine „eigentlich" überzählige, welche an größere angehängt erscheinend in den allotypen Mitosen offenbar völlig mit ihnen verschmolzen sind. TSCHERNOYAROW (1914) fügte *Naias marina* hinzu (Fig. 359), M. NAWASCHIN (1915) *Crepis virens*, und DELAUNAY (1915) studierte die verschiedenen *Muscari*-Arten näher daraufhin (s. a. STOMPS 1919 für *Narcissus*). Wir kommen noch einmal weiter unten (Kap. 9c) darauf zu sprechen.

Wir haben bis heute kein botanisches Beispiel dafür, daß ein Zerfall der Chromosomen auch in oder vor der Geschlechtszellbildung sich abspielt[2]). Denn der Fall, den SAMUELSSON (1913) für *Empetrum* angab, wonach in den Pollen-Mutterzellen 7—8, in den Embryosack-Mutterzellen 30 „Chromosomen" vorhanden sein sollten, ist jetzt ausdrücklich vom Autor zurückgenommen (s. WINGE 1917, S. 79)[3]).

---

[1]) Vgl. dabei auch die Resultate, die VAN WISSELINGH (1899, 1921 usw.) mit seiner „Chromsäure-Methode" erreichte.

[2]) Höchstens könnten wir *Primula Kewensis* (DIGBY 1912) hier anführen (s. unten Kap. 9c). Wie es mit dem von STRASBURGER (1888) aufgefundenen Fall steht, daß bei *Chlorophytum* in einer Anthere gegen die Regel 14 anstatt 12 Chromosomen vorhanden waren, ist wohl nicht mehr zu eruieren.

[3]) Im Tierreich scheint bei *Apis mellifica* eine Auflösung der wenigen Chromosomen in solche „von niedrigerer Wertigkeit" unmittelbar nach der Reifung in der Tat vorhanden zu sein (vgl. NACHTSHEIM 1913). ARMBRUSTER (1913) sucht indes für die solitären Apiden, z. B. die Mauerbiene *Osmia cornuta*, bei der er auch starke Schwankungen in den Chromosomen sieht, ohne den Begriff des „Sammelchromosoms" auszukommen (vgl. das Résumé bei HARVEY 1916, S. 43). S. a. SEILER (1921).

Und nicht nur für die Gametophyten, sondern überhaupt für die Meristeme können wir im allgemeinen eine strenge Übereinstimmung mit TH. BOVERIS Regel finden. Das betonte bereits STRASBURGER (1888, S. 238), und das wurde seit jenen Tagen bis auf H. WINKLER (1916) immer wieder hervorgehoben. Denn auch der letztgenannte Forscher schreibt (S. 474), daß alle von ihm bei *Solanum* beobachteten Abweichungen von der normalen Chromosomenzahl „außerhalb der eigentlichen embryonalen Region“ lägen. Nur wo die Mitosen gestört sind und eine abnorme Zahl von Chromosomen in die Kerne eingeführt wird, wie wir das bei Hybridisierung, nach Narkose usw. fanden, werden wir natürlich eine „neue“ Zahl zu erwarten haben. Aber diese bleibt dann genau so konstant in den folgenden Kerngenerationen wie es vorher eine andere gewesen war. In solch transitorischen Geweben, wie es z. B. die Endosperme meist sind, in denen wir oben die mannigfachsten Abweichungen von der normalen Mitose und daneben Kernfusionen gesehen haben, kann und muß nun selbstverständlich Kerngröße und Chromosomenzahl unter Umständen sehr „variieren“. Und ganz das gleiche gilt für die ♀ Prothallien von Gymnospermen. In diesem Zusammenhange verweise ich noch auf unsere Fig. 360, die einen Embryosackwandbeleg von *Cupressus Goweniana* (JUEL 1904a) darstellt. Man sieht es dem Bilde ohne weiteres an, daß Karyomerenbildung und Kernfusionen die Normalgröße der Nuclei abgeändert haben (s. oben S. 509).

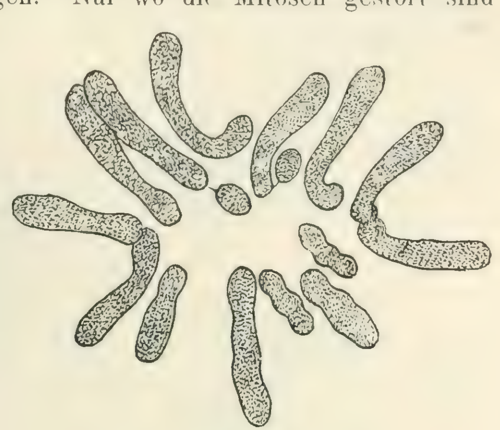


Fig. 359. *Naias marina.* Kernplatte in polarer Ansicht aus der Wurzel einer ♀ Pflanze. Die Trabanten-Chromosomen mit ihren „zugehörigen“ größeren Chromosomen durch feine Fäden verbunden. (Nach TSCHERNOYAROW.)

Eine größere Schwierigkeit machten nur noch bestimmte Gewebe mit „speziellem Stoffwechsel“. Wir hörten schon (S. 521), daß GUIGNARD (1885a, 1889d, 1891c) bereits vor Jahren entdeckte, daß der untere Embryosackkern von *Lilium Martagon* und *L. candidum* eine weit höhere Chromosomenzahl besitzt als der obere. Es liegt hier aber nicht etwas dem bei *Myricaria* Vergleichbares vor, denn dort handelte es sich um einen Zerfall der einzelnen Chromosomen in immer kleiner werdende Einzelstücke. Hier bleiben die Chromosomen von gleicher Länge. E. OVERTON (1891), DIXON (1895a), Miß SARGANT (1896b), COULTER (1897b) und MOTTIER (1898a) deckten das seltsame Phänomen für verschiedene *Lilium*-Arten auf, und es wurde so festgestellt, daß die Chromosomenzahl von 12 bis auf 34 ohne Formveränderung der einzelnen steigen könne. Auch STRASBURGER (1908b, S. 491 ff.) bestätigte das Tatsächliche (Fig. 361), er gab aber zugleich die Aufklärung, die durchaus im Rahmen der Individualitätslehre verlief. Darnach haben die ersten Knospen im Sommer (genau wie übrigens auch bei *Myricaria*)

noch die Normalzahl der Chromosomen. In den später aufblühenden wuchs aber die Zahl durch doppelte oder gar wiederholte Längsspaltung. Wir haben oben (S. 417) bei der Frage nach der Mechanik der Reduktionsteilung und der hier vorhandenen zwei hintereinanderfolgenden Längsspaltungen dem Gedanken Ausdruck gegeben, daß infolge der so großen Karyotinmengen die Bedingungen für zwei anstatt einer Spaltung gegeben sind. Dort wurde die Chromatinvermehrung „eines“ Chromosoms infolge der vorhergegangenen Fusion zweier zu einer neuen Einheit in die Wege geleitet. Hier ist es die Produktion von „zuviel“ Karyotin infolge besonderer Nährstoffzufuhr. Auch SAKAMURA (1920) meint, daß einfach die Längsspaltung für die folgende Teilung schon in den Prophasen ausgeführt wird und wir



Fig. 360. *Cupressus Goweniana.* Partie vom Wandbeleg eines sich abnorm entwickelnden Embryosacks. Die Kerne sind von ungewöhnlich verschiedener Größe. Vergr. 530. (Nach JUEL.)

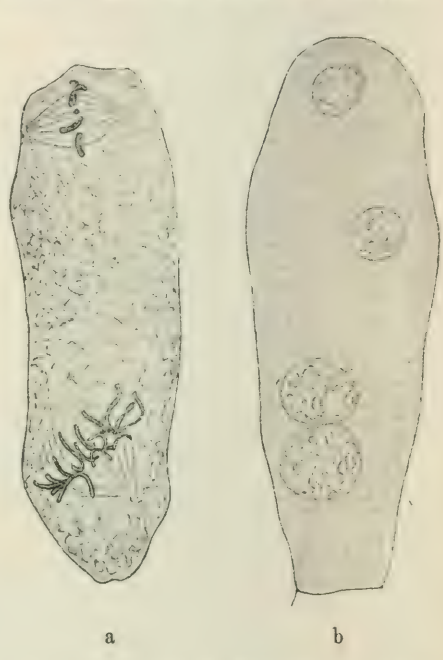


Fig. 361. *Lilium Martagon.* a Kernspindeln für die Tetradenteilung im Embryosack. b Die vier Enkelkerne fertig. Man beachte die größere Chromosomenzahl und den größeren Umfang der Chalazalnuclei. Vergr. 400. (Nach STRASBURGER.)

dies der „Monasterbildung“ an die Seite setzen müssen. Wir haben Anzeichen dafür, daß meine und SAKAMURAS Gedankengänge korrekt sind. Denn auch sonst kann bei „übermäßiger Ernährung“ eine Längsspaltung „vorweggenommen“ werden. BUSCALIONI (1898a, S. 289) sah das für gewisse hypertrophierende Kerne im Endosperm von *Vicia Faba*, ROSENBERG (1904b) für die Nuclei des Embryosuspensor von *Capsella*, v. GUTTENBERG (1909) für die *Adoxa*-Kerne, die infolge der Zellinfektion durch *Synchytrium* sich abnorm vergrößert hatten (vgl. oben S. 20ff.). Auch sonst mag sich Ähnliches weiterhin finden, so spricht H. WINKLER (1916, S. 472) allgemeiner für die vegetativen Nuclei von *Solanum* von einer Neigung zu „Hyperdiploidie“. Das soll vorläufig

noch dahingestellt bleiben. Absolut identisch mit dem *Lilium*-Fall sind jedenfalls die Funde von A. ERNST (1901b) und STRASBURGER (1908b, S. 491) für den Embryosack von *Tulipa Gesneriana*[1]) und von SAX (1918) für den von *Fritillaria pudica*. Ob auch *Scilla maritima* (SCHNIEWIND-THIES 1901) gleiches zeigt, ist wohl nicht ganz sicher.

Nähere Aufklärung endlich verdienen noch die „hyperchromatischen" Nuclei in den verwundeten Wurzelspitzen von *Asplenium* und *Allium* (Fig. 362). Wir haben sie freilich schon einmal (s. S. 515) gebracht und sie durch vorherige Fusionen erklärt. Aber das ist noch nicht sicher, und ein speziell auf diesen Gegenstand gerichtetes Studium müßte unter allen Umständen gefordert werden.

Wie man sieht, die Fälle, die man gegen die Individualitätslehre verwerten könnte, sind nicht gerade überzeugende.

So können wir auch heute noch wie 1915 (b, S. 229) (mit einer geringen Einschränkung) den NĚMECschen (1910a, S. 379) Satz wiederholen, daß die Chromosomenzahl der embryonalen Gewebe tatsächlich so konstant innerhalb eines Organismus ist, daß es „in der ganzen Biologie nichts Analoges" gibt, „wo sich die Abnahme eines Teiles oder die Zugabe anderer Teile so genau und sicher, durch zahlreiche Generationen erhalten, vererben würde, wie die Chromosomenzahl".

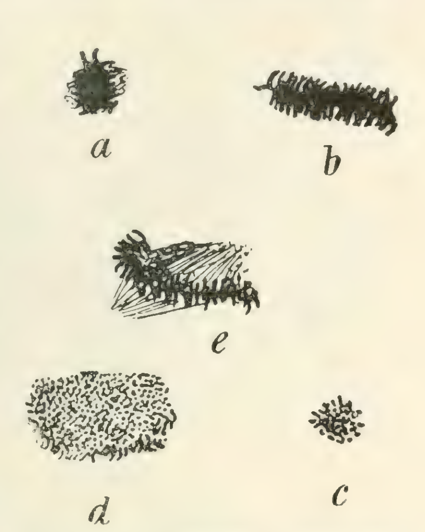


Fig. 362. *Asplenium decussatum*. Normale (a, c) und hyperchromatische (b, d, e) Teilungsfiguren in einer dekapitierten Wurzel. (Nach NĚMEC).

Vegetative Herabsetzungen der Chromosomenzahl (s. oben S. 367 und 452) besagen ebensowenig gegen die Individualität etwas, als es die beiden Reifungsteilungen tun.

Und des Rätsels Lösung ist eben die, daß die rein morphologische Begrenzung der Chromosomen nur die prinzipiell unwichtige Begleiterscheinung für Verschiedenheiten der sie zusammensetzenden Stoffe ist (GATES 1911a, S. 326, LUNDEGÅRDH 1912a, S. 431). Weil diese sich bei jeder Teilung in bestimmten Verbänden zusammenfinden müssen — und dies aufzuklären, wird einmal Sache des Kolloidchemikers sein — darum überdauern die Chromosomen-„Individuen" den Wechsel der Zellgenerationen.

Im folgenden wollen wir in Ergänzung unserer früheren Liste[2]) (1915b, S. 167—203) die uns bekannt gewordenen Chromosomen-Zählungen

[1]) Für *Tulipa Celsiana* und *T. silvestris* diskutiert bereits GUIGNARD (1900a, S. 372) die gleiche Möglichkeit.

[2]) Ich habe damals darauf hingewiesen, daß für die Algen V. NEUENSTEIN (1914) und BONNET (1914), für die Pilze PAVILLARD (1910) und GUILLIERMOND (1913), speziell für die Ascomyceten J. B. OVERTON (1906), für Moose, Farne und Phanerogamen LOTSY (1909, 1911), endlich für letztere auch COULTER und CHAMBERLAIN (1903a, 1910), SHIBATA und MIYAKE (1908) sowie FRANCK (1911) gute Vorarbeiten geleistet haben. Ferner war mir die bibliographische Arbeit von PICARD (1913) sehr nützlich. Für die Metazoen vergleiche man die eingehenden Listen von HARVEY (1916, 1920).

im Pflanzenreich zusammenstellen. Ich konnte dieses Mal auch die Liste von M. ISHIKAWA (1916) sowie die Arbeit von WINGE (1917) benutzen, der mich außerdem freundlicherweise brieflich auf einige übersehene Angaben aufmerksam machte. Ebenso bin ich Herrn Kollegen H. WINKLER-Hamburg für den Hinweis auf eine Reihe vergessener Zahlen und neuerer schwer zugänglicher Publikationen zu Dank verpflichtet.

In der Zoologie ist es üblich, die Chromosomenzahlen als diploide aufzuführen. Schon HAECKER (1897) trat dafür „aus historischen Gründen" ein. Wir Botaniker sind jedoch darin pietätloser. Und auch jetzt wollen wir, wie es bei uns üblich ist, die haploide Zahl angeben. Wurde sie nur rechnerisch aus der diploiden gewonnen, so habe ich der Zahl einen * vorgesetzt. Daß die Zählungen an Wert recht ungleich sind und besonders die älteren vielfach wohl eine Nachuntersuchung nötig haben, ist nach Lage der Dinge selbstverständlich.

Die Reihenfolge der im Nachstehenden aufgeführten Pflanzenfamilien geschah wieder nach dem System von ENGLER und GILG (1919). Nur habe ich die Myxomyceten an den Anfang der Pilzreihe gesetzt, um die Plasmodiophoraceen nicht zu weit von den Chytridiaceen zu entfernen (s. WINGE 1913a, SCHWARTZ 1914). Ferner führte ich die Flechten unmittelbar unter den Ascomyceten auf, da ja die Chromosomenzahlen nur für die pilzlichen Partner gelten, und endlich habe ich die Monocotylen hinter die Dicotylen gestellt, da ich mit vielen neueren Systematikern überzeugt bin, daß sie phylogenetisch sich von den Dicotylen ableiten.

Flagellatae

	Chrom.-Zahl	Autor
Rhizomastigaceae		
Cercobodo longicauda	4—5	DANGEARD 1910a
Craspedomonadaceae		
Codonosiga botrytis	ca. 10	DANGEARD 1910a
Monadaceae		
Antophysa vegetans	ca. 8—10	DANGEARD 1910a
Monas vulgaris (= vivipara)	ca. 8	„ 1910a

Bodonaceae

Es scheinen während der Kernteilung oft noch gar keine gesonderten Chromosomen aufzutreten. DANGEARD (1910a) gibt das wenigstens für *Bodo caudatus*, *B. ovatus* und *B. edax* an. Dagegen hören wir:

Cryptobia intestinalis	8	ALEXEIEFF 1912
Ochromonadaceae		
Ochromonas granularis	2	DOFLEIN 1918, 1919

Chloromonadaceae

Vacuolaria virescens ist nach DANGEARD (1910a) wahrscheinlich ohne distincte Chromosomen.

Euglenaceae		
Euglena pisciformis	12—15	DANGEARD 1902a[1])

[1]) DANGEARD spricht hier statt von Chromosomen noch von „Chromospiren", da sich die fraglichen Kernsegmente der Quere nach teilen sollen. Wir hörten indes S. 260, daß das nicht richtig ist.

Euglena geniculata	25—30	DANGEARD 1902a
„ *viridis*	30 oder mehr	„ 1902a
„ „	ca. 100[1]	TSCHENZOFF 1916
„ *splendens*	ca. 35—40	DANGEARD 1902a
„ *proxima*	〉50	„ 1902a
Phacus pyrum	ca. 30—40	„ 1902a
Astasiaceae		
Astasia margaritifera	ca. 15	„ 1902a
Trachelomonas volvocina	ca. 15	„ 1902a
„ *lagenella*	ca. 15—20	„ 1902a
„ *reticulata*	ca. 30	„ 1902a
Peranemataceae		
Peranema trichophorum	6	M. HARTMANN u. CHAGAS 1910

Dinoflagellatae (Peridineae)

Exacte Chromosomenzählungen liegen im allgemeinen noch nicht vor. Die Zahlen scheinen sehr hoch zu sein, denn es sind in einzelnen Fällen bis zu 200 gezählt worden. Gerade die neueren Autoren (BORGERT 1910, 1912, JOLLOS 1910) berichten öfter von großen Schwankungen in der Zahl. Über ihre sonderbaren Teilungen vgl. oben S. 295ff. Nur für eine in Copepoden parasitische Art[2]) haben wir bestimmt eine niedrige Zahl, nämlich für

Syndinium spec.	10	CHATTON 1920

Bacillariophyta (Diatomeae)

Chromosomen scheinen noch nicht bei allen Species sich herausgebildet zu haben, wenigstens erwähnt VAN WISSELINGH (1913a, S. 269) ausdrücklich, daß bei *Eunotia major* „gut entwickelte Chromosomen in Gestalt gleichmäßig dicker Fäden“ nicht vorkämen. Nur „dickere Teile“ des Kerngerüstes differenzierten sich; diese seien den Chromosomen zwar gleichzustellen, aber über ihre Zahl könne er nichts aussagen. Andere Species lassen dagegen typische Chromosomen auftreten. Es ist merkwürdig, daß einige sehr hohe, andere sehr niedrige Zahlen zu besitzen scheinen. Sicherlich werden sich aber auch Mittelzahlen auffinden lassen.

Brebissonia Boeckii (= Vanheurckia)	8	KARSTEN 1912[3])
Rhopalodia gibba	4	KLEBAHN 1896
Nitzschia sigmoidea	* ca. 8	LAUTERBORN 1896[4])
Surirella saxonica	ca. 64—65	KARSTEN 1912

Conjugatae

Mesotaeniaceae		
Cylindrocystis Brebissonii	(18)—20	KAUFFMANN 1914

[1]) Die beobachtete Inconstanz kann vielleicht auf ungenügender Trennung der einzelnen Chromosomen beruhen.

[2]) Andere parasitische Dinoflagellaten, z. B. *Blastodinium* (CHATTON 1907), dürften dagegen eine größere Menge von Chromosomen haben.

[3]) KARSTEN corrigiert hier seine älteren Angaben (1899), wonach die Haploidzahl nur 4 betragen sollte.

[4]) LAUTERBORN sah in 2 Exemplaren als Diploidzahl 16 und meint, „daß diese Zahl sich nicht allzuweit von der Wirklichkeit entfernt“.

Desmidiaceae		
Closterium Ehrenbergii	⟩ 60	VAN WISSELINGH 1910, 1912a
„ *accrosum*	⟩ 60	„ 1910, 1912a
Cosmarium Botrytis	⟩ 30	KARSTEN 1918
Hyalotheca dissiliens	ca. 12	ACTON 1916
Zygnemataceae		
Zygnema stellinum	12	DANGEARD 1909b
„ „ *fr. Vaucheri*	14	KURSSANOW 1911a
„ *spec.*	30—40	ESCOYEZ 1907b
Spirogyra ternata	4	MERRIMAN 1916
„ *dubia*	5	„ 1916
„ *triformis*	6	VAN WISSELINGH 1900a
„ „ *var.*	12	„ 1900a[1])
„ *calospora*	ca. 8—10	TRÖNDLE 1911
„ *longata*	10—12	„ 1911[2])
„ *polytaeniata*	ca. 12	STRASBURGER 1888
„ *setiformis*	ca. 12	VAN WISSELINGH 1900a
„ *crassa*	12	MOLL 1893, „ 1898[3])
„ *nitida*	12	BERGHS 1906
„ *neglecta*	12	TRÖNDLE 1911
„ *jugalis*	14	KARSTEN 1908
„ *bellis*	ca. 14	MERRIMAN 1916
„ *subaequa*	ca. 24	MITZKEWITSCH 1898

Chlorophyceae

Volvocaceae		
Chlamydomonas variabilis	ca. 10	DANGEARD 1898
„ *Dilli*	ca. 10	„ 1898
„ *„spec I“*	10	PASCHER 1916
„ *„spec. II“*	10	„ 1916
„ *cordiformis*	ca. 12	DANGEARD 1898
„ *monadina*	ca. 30	„ 1898
Haematococcus pluvialis	32	REICHENOW 1909
Chlorogonium euchlorum	ca. 10	DANGEARD 1898[4])
„ *elongatum*	10	M. HARTMANN 1916, 1918b, und 1921
Phacotus lenticularis	ca. 6—8	DANGEARD 1898
Pleodorina illinoisensis	ca. 12	MERTON 1908

[1]) Wir würden hier also mindestens zwei verschiedene Rassen als *var. „univalens“* und *„bivalens“* zu unterscheiden haben, falls VAN WISSELINGHs Angaben correct sind. Der Autor selbst sagt aber (1910, 1921), es seien ihm allmählich Zweifel darüber aufgestiegen, ob er es mit einheitlichem Material zu tun gehabt hätte.

[2]) CHMIELEWSKI (1890) hatte hier nur 4 Chromosomen gezählt.

[3]) VAN WISSELINGH beschrieb bei seinen sehr genauen Chromosomenzählungen gelegentlich Abweichungen von der Zahl 12. Er fand (S. 210) in 110 Fällen 12 Chromosomen, in 8 dagegen andere Zahlen, und zwar bei 6 eine geringere als die erwarteten. Auch die Chromosomenformen konnten sich von den typischen unterscheiden. Von theoretischem Interesse wären in erster Linie die Kerne mit weniger als der normalen Chromosomenzahl. — Miss MERRIMAN (1913) will 14 als Chromosomenzahl bestimmen. Gegenüber den eingehenden Studiën VAN WISSELINGHs habe ich indes noch Zweifel an der Richtigkeit dieser Zahl.

[4]) Die Zählungen schwankten zwischen 8 und 12 Chromosomen.

Pandorina morum	ca. 12	DANGEARD 1900d
Eudorina elegans	10	M. HARTMANN 1921
Volvox aureus	12	W. ZIMMERMANN 1921
Polytoma uvella	ca. 6	DANGEARD 1901c
„ „	4 und 8	ENTZ 1913b, 1918[1])
Polytomella agilis	5	DOFLEIN 1918, 1919[2])
Parapolytoma satura	8	JAMESON 1914
Tetrasporaceae		
Tetraspora lubrica	ca. 13	MAC ALLISTER 1913a
Protococcaceae		
Chlorochytrium grande	ca. 7	BRISTOL 1917
Characium Sieboldii	10—12	G. M. SMITH 1916a
„*Rhodochytrium spec.*“[3])	8—10	GRIGGS 1912
Oocystaceae		
Tetraedron minimum	ca. 8	G. M. SMITH 1918
Hydrodictyaceae		
Pediastrum Baryanum	ca. 16	G. M. SMITH 1916b[4])
Hydrodictyon utriculatum	10	TIMBERLAKE 1901
„ *africanum*	18	YAMANOUCHI 1913a
Ulotrichaceae		
Microspora amoena	ca. 8—10	v. NEUENSTEIN 1914
Coleochaetaceae		
Coleochaete scutata	ca. 32	CH. E. ALLEN 1905b[5])
Oedogoniaceae		
Oedogonium cyathigerum	19	VAN WISSELINGH 1908, 1921
„ *spec. II*	19	„ „ 1921
Cladophoraceae		
Cladophora glomerata	15—16	KURSSANOW 1911b
„ „	> 30	NĚMEC 1910b[6])
Sphaeropleaceae		
Sphaeroplea annulina	12	GOLENKIN 1899
Vaucheriaceae		
Vaucheria terrestris	ca. 10	KURSSANOW 1911b

Charophyta

Characeae		
Nitella syncarpa	12	STRASBURGER 1908a OEHLKERS 1916

[1]) Handelte es sich hier wirklich um 2 Rassen mit verschiedenen Zahlen, so könnten DANGEARDs Formen Bastarde davon gewesen sein.

[2]) Die 10-Zahl, die DOFLEIN früher (1916) annahm, war nach diesem Autor nur durch sehr frühzeitige Längsspaltung der Chromosomen erreicht. M. HARTMANN (1921) hält freilich noch nicht für erwiesen, ob nicht doch 10 Chromosomen vorhanden sind.

[3]) Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Collegen DIELS handelt es sich hier um eine Serie „farbloser Protococcaceen“.

[4]) Ich entnehme diese Zahl nur der Figur Tafel XII, Fig. 5.

[5]) Die Zahlen schwankten hier bis zu 36 Chromosomen.

[6]) Vielleicht handelt es sich hier wieder um 2 verschiedene Rassen.

Chara crinita	12	A. ERNST 1917[1]), 1918
„ „ *var. bivalens* (parthenog.)	24	„ 1917, 1918
„ *galioides*	12	„ 1918
„ *aspera*	12	„ 1918
„ *foetida*	16—18	GOETZ 1899
	16	OEHLKERS 1916[2])
„ *fragilis*	24	DĔBSKI 1897, OEHLKERS 1916[3])
Phaeophyceae		
Ectocarpaceae		
Stypocaulon scoparium	ca. 32	ESCOYEZ 1909[4])
Chorda filum	ca. 20	KYLIN 1918
Cutleriaceae		
Zanardinia collaris	22	YAMANOUCHI 1913b
Cutleria multifida	24	„ 1909b, 1912
Fucaceae		
Fucus platycarpus	14—15	FARMER u. L. WILLIAMS 1898[5])
„ „	16	STRASBURGER 1897a
„ *serratus*	16	„ 1897a
„ *vesiculosus*	14—15	FARMER u. L. WILLIAMS 1898
„ „	32	YAMANOUCHI 1909a[6])
Ascophyllum nodosum	14—15	FARMER u. L. WILLIAMS 1898
Cystosira barbata	18—20	NIENBURG 1910
Himanthalia lorea	14	FARMER u. L. WILLIAMS 1898
Dictyotaceae		
Dictyota dichotoma	16	MOTTIER 1900, L. WILLIAMS 1904
Padina pavonia	12	GEORGEVITSCH 1918
Rhodophyceae		
Helminthocladiaceae		
Batrachospermum moniliferum	ca. 10	KYLIN 1917
Nemalion multifidum	ca. 8[7])	WOLFE 1904, J. F. LEWIS 1912, CLELAND 1919

[1]) Die Angabe STRASBURGERS (1908a), daß hier 18 Chromosomen sind, ist damit wohl gefallen.

[2]) SCHOTTLÄNDER (1892, S. 290) hatte hier noch mehr als 19 Chromosomen gezählt.

[3]) STRASBURGER (1908a) fand nur 18 Chromosomen. Eine Nachprüfung wird zeigen müssen, ob evtl. Individuen, die ähnlich der typischen *Chara fragilis* aussehen, vielleicht als Bastarde zwischen Spezies mit 12 und 24 Chromosomen anzusehen sind. Das ist mir umso wahrscheinlicher, als RIKER (1921) neuerdings für *Chara fragilis* auch nur 16 Chromosomen gezählt hat.

[4]) SWINGLE (1897) hatte schon zwischen 20 und 40 angegeben.

[5]) Die beiden Autoren glaubten noch 1896, daß nur 10—12 Chromosomen vorhanden wären.

[6]) Es dürfte wieder zu prüfen sein, ob es sich in den von FARMER und WILLIAMS einerseits, YAMANOUCHI andererseits untersuchten Individuen um Typen verschiedener Rassen handelt. Erstere haben Material aus England, letzterer aus Nordamerika benutzt (vgl. auch A. ERNST 1918, S. 175).

[7]) KYLIN (1916a) möchte auch das Vorhandensein von 10 Chromosomen für wahrscheinlich halten. Da aber 3 Autoren diese Zahl ablehnen, ist trotz KYLINS Autorität zum mindesten noch Nachprüfung nötig.

Chaetangiaceae		
Scinaia furcellata	10	SVEDELIUS 1915
Delesseriaceae		
Nitophyllum punctatum	ca. 20	SVEDELIUS 1914b c
Delesseria sanguinea	20	„ 1911
Bonnemaisoniaceae		
Bonnemaisonia asparagoides	ca. 20	KYLIN 1916d
Rhodomelaceae		
Rhodomela virgata	20	KYLIN 1914
Polysiphonia violacea	20	YAMANOUCHI 1906
Ceramiaceae		
Griffithsia corallina	20	KYLIN 1916a[1])
Dumontiaceae		
Dumontia filiformis	ca. 7	GR. A. DUNN 1917[2])
Corallinaceae		
Corallina officinalis var. mediterranea	24	YAMANOUCHI 1913c, 1921

Acrasiales

Dictyosteliaceae		
Dictyostelium mucoroides	4	4 SKUPIEŃSKY 1918b[3])

Myxogasteres

Ceratiomyxaceae		
Ceratiomyxa spec.	8	JAHN 1908
Trichiaceae		
Arcyria cinerea	8	KRÄNZLIN 1907
„ *nutans*	8	„ 1907
„ *pomiformis*	8	„ 1907
Trichia fallax	8[4])	„ 1907
„ *persimilis*	8	„ 1907
Oligonema spec.	8	„ 1907
Reticulariaceae		
Reticularia Lycoperdon	ca. 6	LISTER 1893
Physaraceae		
Physarum didermoides	8	JAHN 1911
Badhamia utricularis	8	LISTER 1893, JAHN 1911
„ *panicea*	8	JAHN 1911
Fuligo varians	* 6	HARPER 1900b

---

[1]) Die Angabe von J. F. LEWIS (1909), daß *Gr. Borneliana* nur 7 Chromosomen habe, wird von KYLIN (1916a) als unrichtig zurückgewiesen.

[2]) Die Verf. hat keine Mitosen gesehen; sie erschließt die Zahl nur aus der Menge der „Chromocentren" des Ruhekernes. Ich halte die Zählung daher noch nicht für gesichert.

[3]) PINOY (1907) sah nur 2 Chromosomen, er hat wohl aber „verklumpte" Bilder vor sich gehabt. E. W. OLIVE (1902) identifizierte vielleicht richtiger die kleinen „Chromatinkörnchen" des Nucleus mit gesonderten Chromosomen, über ihre Zahl machte er indes noch keine Angaben.

[4]) STRASBURGER (1894a) hatte noch diploid 12, also haploid 6 Chrom. gezählt.

Die von JAHN (1907) gebrachten summarischen Angaben über nur 4 Haploidchromosomen bei zahlreichen Myxogasteres, wie *Amaurochaete*, *Reticularia*, *Stemonitis*, *Didymium* usw., sind wohl nach den späteren Erfahrungen dieses Autors (1911) dahin zu interpretieren, daß in Wahrheit die doppelte Zahl vorliegt. Für *Stemonitis flaccida* hat schon Frl. KRÄNZLIN die JAHNschen Bilder (JAHN 1904), die nur 4 Chromosomen erkennen lassen, entsprechend umgedeutet, daß nämlich je 2 zu einem verklebt erscheinen.

Plasmodiophorales

Plasmodiophoraceae		
Plasmodiophora Brassicae	8	v. PROWAZEK 1905, MAIRE u. TISON 1909
Sorosphaera Veronicae	8	„ „ 1909
Tetramyxa parasitica	ca. 8	„ „ 1911a
Spongospora Solani	4	HORNE 1911
= *subterranea*	8	OSBORN 1911 [1]
Sorodiscus Callitrichis	4	WINGE 1913a

Phycomycetes

Olpidiaceae		
Olpidium Viciae	4—5	KUSANO 1912
Olpidiopsis vexans	ca. 6	BARRETT 1912a
Synchytriaceae		
Synchytrium decipiens	4	F. L. u. A. C. STEVENS 1903, GRIGGS 1908, 1909b
„ *Taraxaci*	4	BALLY 1911 [2]
„ *Puerariae*	5	KUSANO 1907a, 1909b
Oochytriaceae		
Polyphagus Euglenae	10—12	DANGEARD 1900e, WAGER 1913
Urophlyctis alfalfae	4	O. F. WILSON 1920
„ *endobiotica*	5	CURTIS 1921
Mucoraceae		
Mucor silvaticus	2	F. MOREAU 1913a
„ *hiemalis*	2	„ 1913a
Sporodinia grandis	2	LENDNER 1908b
Zygorrhynchus Moelleri	2	F. MOREAU 1913a
Phycomyces nitens	2	„ 1913a

Doch sind diese Angaben evtl. sämtlich zu korrigieren, wenigstens ergab sich bei erheblich feinerer Präparation für

Phycomyces nitens	ca. 12	BURGEFF 1915 [3]

[1]) Handelt es sich hier um 2 Rassen einer und derselben Spezies oder um zwei getrennte Arten?

[2]) DANGEARD (1890b, S. 82) spricht noch von 6—7 „bâtonnets chromatiques".

[3]) Der Autor drückt sich aber sehr vorsichtig aus. Er spricht nur von „Häufchen von Chromatinkörnern, die vielleicht mit Chromosomen identisch sind". Eine Längsspaltung bei der Mitose war wegen der Kleinheit nicht zu beobachten.

Entomophthoraceae		
Entomophthora americana	8	L. W. RIDDLE 1906a, b[1])
Basidiobolus ranarum	ca. 60	E. W. OLIVE 1907a[2])
Albuginaceae		
Albugo Lepigoni	4—5	RUHLAND 1903
„ *Bliti*	6	F. L. STEVENS 1899
„ *Portulacae*	(12—)16[3])	BERLESE 1898
„ *candida*	(12—)16[3])	WAGER 1896, DAVIS 1900, KRÜGER 1910
Peronosporaceae		
Phytophthora erythroseptica	4—6	MURPHY 1914, 1918
Peronospora Ficariae	16	KRÜGER 1910
Sclerospora graminicola	ca. 4	F. L. STEVENS 1902

Saprolegniaceae

Die älteren Angaben von HARTOG (zum ersten Mal mitgeteilt von STRASBURGER 1894b, siehe auch HARTOG 1895, 1896, 1899) und DAVIS (1903) über *Saprolegnia*, sowie die von TROW (1899, 1904) über *Achlya* dürften zu niedrige Chromosomenzahlen nennen. Als Haploidzahl wird durchweg 4 angegeben. Die sorgfältigen Studien CLAUSSENS (1908) und MÜCKES (1908b) lassen aber bei allen bislang untersuchten Spezies ein nochmaliges Studium dringend geboten erscheinen. So führe ich in unserer Liste nur auf:

Saprolegnia monoica	ca. 10—14	CLAUSSEN 1908
Achlya polyandra (de Bary = de Baryana Humphr.)	⟩ 8	MÜCKE 1908b
Aphanomyces laevis	12—18	KASANOWSKI 1911
Ancylistaceae		
Ancylistes Closterii	2	DANGEARD 1906b
Pythiaceae		
Pythium ultimum	6—8	TROW 1901
„ *De Baryanum*	8	MIYAKE 1901

Ascomycetes

Bei den „niederen“ Ascomyceten sind die Kernteilungen denen der höheren sicher nicht gleichwertig (vgl. oben S. 273 ff.). Wenn IKENO (1901a, 1903c) für *Taphrina Cerasi* und *T. Pruni* nur je ein Chromosom angibt, so ist das wohl ebenso fraglich, wie die Funde von SWELLENGREBEL (1905)[4]) oder FUHRMANN (1906a), daß bei *Saccharomyces* 4 typische Chromosomen vorhanden seien[5]), ganz zu schweigen

[1]) E. W. OLIVE (1906) glaubt dagegen, daß bei *Entomophthora* noch keine Chromosomen differenziert sind (vgl. oben S. 285).

[2]) FAIRCHILD (1897) hatte hier von „wenigstens 20“ gesprochen. Eine Entscheidung, ob die beobachteten Zahlen haploid oder diploid sind, steht wohl noch aus (vgl. oben S. 358).

[3]) WAGER und BERLESE schwanken zwischen 12 und 16. Doch scheint die höhere Zahl die richtigere zu sein.

[4]) Dieser gibt jedoch selbst an (S. 511), die Zahl wäre vielleicht inexakt.

[5]) GUILLIERMOND (1917) sagt für *Schizosaccharomyces octosporus*, bei der die Kernteilung ungewöhnlich klar ist: „les figures de division sont tellement petites qu'il serait téméraire d'entreprendre une pareille numération.“

von dem rätselhaften „*Exoascus*", mit seinen 4 Chromosomen, den STAUFFACHER (1919) als „Grippe-Erreger" ansieht.

Ja selbst bezüglich der höheren Ascomyceten ist noch nicht für alle Forscher die Einigkeit hergestellt. So proklamierten DANGEARD (1903d) (und anfangs auch MAIRE 1904b für die meisten hierhergehörigen Spezies), daß die haploiden Kerne durchweg aus 4 Chromosomen zusammengesetzt sein sollen. Davon kann jedoch keine Rede sein, und es ist wohl fraglos, daß manche der betreffenden Angaben auf Grund ungenügend fixierten Materials zustande gekommen sind. In der folgenden Tabelle sind einige dieser Zählungen DANGEARDS aus dem Jahre 1903 noch angeführt, da neuere nicht vorliegen, während andere durch spätere Forscher entsprechend korrigiert wurden. Auch sei an die oben (S. 385) berührte Fehlerquelle erinnert, daß manche Autoren, insbesondere die Schule von Miß FRASER, eine zweimalige Chromosomenreduktion im Entwicklungsgang der Ascomyceten fordern. Ich habe dann immer die im ersten Teilungsschritt von den betreffenden Forschern beobachtete Zahl eingesetzt.

Aspergillaceae		
Penicillium crustaceum	2	SCHÜRHOFF 1907
Terfeziaceae		
Hydnobolites spec.	4—5	FAULL 1905
Erysiphaceae		
Sphaerotheca castagnei	4	DANGEARD 1903d
„ *mors uvae*	4	BEZSSONOFF 1913, 1914
Erysiphe communis	8	HARPER 1897
Phyllactinia corylea	8	HARPER 1905, FRASER und BROOKS 1909
Microsphaera Astragali	4	BEZSSONOFF 1913, 1914a
„ *Alni*	8	SANDS 1907
Perisporiaceae		
Apiosporium (= Capnodium) meridionale	4	ARNAUD 1912
Hyphomyceten unbekannter Natur		
Bactridium flavum	5—6	DANGEARD 1900b
Phacidiaceae		
Rhytisma acerinum	4	MAIRE 1905b
Cryptomyces Pteridis	5(—6)	KILLIAN 1918
Pyronemataceae		
Ascodesmis nigricans	4	DANGEARD 1903d
Pyronema confluens	ca. 12	CLAUSSEN 1912[1])
Pezizaceae		
Lachnea stercorea	4	FRASER u. BROOKS 1909
„ *scutellata*	5	W. H. BROWN 1911b
„ *(= Neotiella) albocincta*	6—7	FAULL 1905
„ *cretea*	8	FRASER 1913

[1]) Was es mit der antheridienlosen (?) Varietät „inigneum" auf sich hat, für die W. H. BROWN (1909b, 1915) nur 5 Chromosomen beschreibt, verdient wohl noch genauer untersucht zu werden. HARPER (1900a) hatte für *Pyronema* 10, DANGEARD (1903d, 1907) 4—5 Chromosomen gezählt.

Peziza Stevensoniana	8	HARPER 1895a
„ *(= Humaria) granulata*	8	FRASER u. BROOKS 1909
„ „ *rutilans*	16	GUILLIERMOND 1904c, 1905a d, FRASER 1907a
„ *(= Pustularia) vesiculosa*	8[1]	GUILLIERMOND 1904c, 1905a d, FRASER und WELSFORD 1908
„ *(= Aleuria) cerea*	8	GUILLIERMOND 1904c, 1905a d
„ *(= Galactinia) succosa*	8[1]	„ 1909a, 1911a
„ *catinus*	16[2]	„ 1905a, d
Otidea aurantia	4	FRASER u. WELSFORD 1908
„ *onotica*	8	GUILLIERMOND 1904c, 1905a d
Ascobolaceae		
Ascobolus furfuraceus	8	HARPER 1895a, FRASER u. BROOKS 1909
„ *immersus*	16	RAMLOW 1914[3]
Rhyparobius spec.	ca. 8	BARKER 1904
Geoglossaceae		
Geoglossum glabrum	ca. 8	JOLIVETTE 1910
Helvellaceae		
Morchella esculenta	4	DANGEARD 1903d, MAIRE 1904b, 1905a, b
Helvella crispa	4	CARRUTHERS 1911
Hypocreaceae		
Hypomyces Thiryanus	4	MAIRE 1904b, 1905b[4]
Melanospora spec.	4	VINCENS 1916
Amphisphaeriaceae		
Teichospora spec.	4	M. A. NICHOLS 1896
Gnomoniaceae		
Gnomonia erythrostoma	4[5]	BROOKS 1910
Laboulbeniaceae		
Laboulbenia chaetophora	4	FAULL 1912
„ *gyrinidarum*	4	„ 1912
Dermatocarpaceae		
Endocarpon miniatum	4	DANGEARD 1903d
Collemataceae		
Collema pulposum	5—6	FR. M. BACHMANN 1913

[1]) Die früheren Angaben von MAIRE (1903a, 1904b), daß hier jedesmal Rassen mit 4 Chromosomen existieren, denen auch (für *Galactinia*) GUILLIERMOND (1905a) noch nicht ganz ablehnend gegenüberstand, sind damit wohl als irrig nachgewiesen.

[2]) 1904c hatte er noch ca. 12 Chromosomen zu sehen gemeint.

[3]) Es ist mir nach den Zeichnungen nicht ganz klar, ob die 16 abgebildeten Chromosomen nicht schon als in Anaphase befindlich anzusehen sind. Dann würden auf jeden Tochterkern nur 8 Chromosomen kommen. DANGEARD (1903d, 1907) zählte für *Ascobolus* wieder nur 4 Chromosomen.

[4]) Die Zählung ist MAIRE nicht ganz gesichert. „Nous n'avons pu observer qu'une anaphase de la 2e division, où il nous a semblé que chaque pôle présentait 4 gros chromosomes, sans que cette numération ait pu être vérifiée."

[5]) Auf S. 598 meint BROOKS jedoch, daß die Zahl evtl. nicht ganz constant sein könne. Es ist also jedenfalls Nachuntersuchung geboten.

Peltigeraceae		
Peltigera rufescens	2	F. u. Mad. MOREAU 1915
„ *horizontalis*	2	„ 1915
„ *canina*	2	„ 1915
„ „	4	MAIRE 1904b, 1905b[1])
Physciaceae		
Physcia (= Anaptychia) ciliaris	8	MAIRE 1904b, 1905b, GUILLIERMOND 1905a[2])

Basidiomycetes.

Der Streit um die Chromosomenzahlen ist hier noch durchaus unentschieden. Die Mitosen sind wegen ihrer Kleinheit schwer zu differenzieren (vgl. oben S. 293) und hauptsächlich bei den allotypen Teilungen (s. S. 386ff.) näher verfolgt. Selbst hier glauben einige Forscher wie JUEL (1898) und BLACKMAN (1904, S. 356, 1911a), daß unter Umständen distinkte Chromosomen fehlen können (1904). „The fact that no splitting can be observed, and the early fusion of the chromosomes suggest that perhaps even here the process may be reduced from a halving of definite chromatin elements to the more or less direct separation of chromatin material as a whole."

Abgesehen von solchen Auffassungen für Einzelfälle stehen sich hauptsächlich zwei Ansichten gegenüber. Die eine wird von WAGER (1893, 1894, 1911), JUEL (1897b, 1898, 1916), HARPER (1898, 1902), RUHLAND (1901), PETRI (1902), S. P. NICHOLS (1905), LEVINE (1913) und FITZPATRICK (1918a) vertreten. Dazu kommen noch für die Uredineen HOLDEN und HARPER (1903), BLACKMAN (1904), CHRISTMAN (1905), E. W. OLIVE (1908), DITTSCHLAG (1910), HOFFMANN (1912), ARNAUD (1913) und COLLEY (1918). Alle hier aufgeführten Autoren glauben, daß die Haploidzahl der Chromosomen mehr als zwei ist[3]). Auf der anderen Seite stehen die Anhänger der MAIREschen (1902) Lehre, die für die Uredineen bereits von SAPPIN-TROUFFY (1896) ausgesprochen war, wonach die Haploidzahl bei allen Basidiomyceten nicht mehr als zwei ist. VAN BAMBEKE (1903), R. E. FRIES (1911a, b), MALINOWSKI (1913), Madame MOREAU (1913b, 1914a—c), für einige Arten auch JUEL (1916) und HIRMER (1920), huldigen dieser Auffassungsweise. Allerdings beobachteten auch sie in bestimmten Stadien der beiden allotypen Mitosen, und zwar besonders in der heterotypen Teilung, eine größere Anzahl distinkter Chromatinkörner. MAIRE (1902) nannte sie „Protochromosomen". Sie sollten keine „Individualität" haben, in variabler Zahl vorhanden sein und schließlich sich zu den zwei Chromosomen vereinigen. Später meinte er (1905c), daß sie „normalement en nombre fixe à chacune de ces stades" wären. Ihre Variabilität bezüglich der Zahl sei nur scheinbar und rühre davon her, daß die einzelnen Phasen der Mitose (Pro- und Anaphasen) neben-

[1]) Eine von beiden Zählungen ist wohl nur richtig. An Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen möchte ich nicht glauben.

[2]) DANGEARD (1903d) glaubte nur 4 Chromosomen zu sehen.

[3]) Es ist aber nicht überall klar, worauf auch M. ISHIKAWA (1916) hinweist, ob wir es bei den angegebenen Zahlen mit der Haploid- oder infolge vorzeitiger Chromosomenlängsspaltung mit der Diploidzahl zu tun haben.

einander berücksichtigt seien und die Längsspaltung der Chromosomen zu verschiedenen Zeiten einsetze. In Wirklichkeit seien überall acht Protochromosomen vorhanden. Man könnte sie sich so erklären, daß die beiden Längsspaltungen der allotypen Teilungen, sowohl die „Pseudospaltung" der beiden durch die vorher erfolgte Chromosomencopulation vereinigten univalenten Partner wie die für die homöotype Mitose bestimmte echte Längsspaltung, schon zu Beginn der ersten Metaphase deutlich in Erscheinung treten. Am Ende der ersten Teilung hätte jeder Dyadenkern noch vier „Protochromosomen", am Ende der zweiten nur noch zwei. Die Haploidzahl wäre damit erreicht. MAIRE glaubt dies Verhalten für *Agaricus (= Mycena) galericulatus*, *Psalliota (= Stropharia) semiglobata*, *Amanita pantherina*, *Lycoperdon excipuliforme*, *Auricularia mesenterica* usw. festgestellt zu haben. Ganz abgesehen davon, daß in einem solchen Verhalten der Chromosomen eine große Verschiedenheit gegenüber dem bei den Ascomyceten läge, stimmt mit dieser Deutung von MAIRE nicht die Tatsache überein, daß die Zahl der „Protochromosomen" von einigen Autoren auf höher als acht angegeben wird. So konstatierten HOLDEN und HARPER (1903) für *Coleosporium* bis zu 10, BLACKMAN (1904) für *Gymnosporangium* „wenigstens" 10, COLLEY (1918) für *Cronartium* 16, und RUHLAND (1901, S. 146) sieht bei den von ihm untersuchten Species 8—12 (abgebildet werden Mitosen von *Ulocolla foliacea*, *Coprinus porcellanus*, *Hypholoma appendiculatum*, *Armillaria mellea*). Miß S. P. NICHOLS (1905) weiß auch bei verschiedenen Hymenomycetenspecies von acht oder mehr Chromatinkörpern zu sprechen. WAGER (1911) sagt ferner ausdrücklich, daß zwar in der heterotypen Mitose die bivalente Zahl 8 erscheine, daß aber in der homöotypen die 4 Chromosomen nicht weiter in 2+2 aufgeteilt würden, sondern sich längsspalteten und in 4-Zahl blieben. JUEL (1916) findet die Körnchen bei *Craterellus pistillaris* „wahrscheinlich viel höher als 8". Ja sogar ein Anhänger der MAIREschen Lehre, MALINOWSKI (1913), sieht bei *Cyathus olla* bis zu 14 Chromatinkörnern. Hier ist jedenfalls noch keine Klärung. Und KNIEP, der, ebenso wie wir, im allgemeinen der ersteren von uns skizzierten Lehre anhängt, daß nämlich die Chromosomenzahl mehr als zwei betrage, hat wohl recht, wenn er meint (1911, S. 540), der Chromosomenbegriff sei hier oft noch ein „provisorischer".

In der folgenden Aufstellung werden wir die Anhänger beider Heerlager nebeneinander finden. Sie ist also in der einen oder anderen Richtung einer prinzipiellen Korrektur bedürftig.

Ustilagineae

Ustilaginaceae

Ustilago scabiosae	ca. 8—10[1])	HARPER 1898

Tilletiaceae

DANGEARD (1892b, S. 271) hatte für *Tilletia* „*Caries*" während der Mitosen im Promycel 4—6 „filaments chromatiques" gesehen.

Auf die eigentümliche Cytologie von *Entorrhiza Raunkiaeriana* (WINGE 1917, S. 22ff.) kommen wir noch weiter unten zu sprechen

[1]) Es ist nicht ganz sicher, ob es sich hierbei um die haploide oder diploide Zahl handelt.

(Kap. 11). Nach dem karyologischen Bild scheint es mir wie s. Zt. Dietel (1900, S. 23) außerordentlich fraglich, ob die Gattung überhaupt in diese Gruppe gehört. Viel besser würde sie m. E. zu den Plasmodiophoraceen resp. Chytridiaceen passen. Sind die beobachteten Chromatinkörner mit Chromosomen zu identifizieren, so wäre ihre Zahl auf ca. 15 zu normieren.

Uredineae

Die älteren Angaben von Poirault und Raciborski (1895a—c) übergehen wir ganz; die Verfasser glaubten überall nur ein Chromosom nachweisen zu können. Bei Maire (1902) findet sich eine ausführliche Auseinandersetzung mit diesen Pionieren der Uredineen-Cytologie[1]).

Endophyllaceae		
Endophyllum Sempervivi	2	Maire 1902
„ „	8	Hoffmann 1912
„ *Euphorbiae silvaticae*	2	Sappin-Trouffy 1896, Mad. Moreau 1914c
Melampsoraceae		
Cronartium flaccidum	2	Sappin-Trouffy 1896
„ *ribicola*	16	Colley 1918
Melampsora Helioscopiae	2	Sappin-Trouffy 1896
„ *betulina*	2	„ 1896
Thecopsora areolata	2	„ 1896
Pucciniaceae		
Gymnosporangium Sabinae	2	„ 1896
„ *clavariaeforme*	2	„ 1896
„ „	wenigst. 10	Blackman 1904
Uromyces Betae	2	Sappin-Trouffy 1896
„ *Erythronii*	2	„ 1896
„ *Ficariae*	2	„ 1896
Puccinia graminis	2	„ 1896
„ *Polygoni*	2	„ 1896
„ *„rubigo vera“*	2[2])	„ 1896
„ *Liliacearum*	2	Maire 1902
„ *Bunii*	2	„ 1902
„ *Falcariae*	⟩ 2	Dittschlag 1910
„ *Violae*	2	Mad. Moreau 1914c
„ *Buxi*	2	„ 1914c
Phragmidium Rubi	2	Sappin-Trouffy 1896
„ *subcorticium*	2	Mad. Moreau 1913b, 1914c
„ *violaceum*	⟩ 2	Blackman 1904
„ *speciosum*	⟩ 2	Christman 1905
Triphragmium Ulmariae	2	Sappin-Trouffy 1896
„ „	8	E. W. Olive 1908
„ *Isopyri*	2	Sappin-Trouffy 1896

[1]) Ich führe (ebenso wie M. Ishikawa 1916) aus dieser Arbeit nur diejenigen Chromosomenzählungen an, die der Autor ausdrücklich beschrieben hat, nicht auch die Namen all der Species, von denen er sagt, sie hätten keine Verschiedenheiten gegenüber den anderen.

[2]) Die Art ist jetzt bekanntlich in eine größere Zahl von selbständigen Species aufgeteilt.

Taxon	Zahl	Autor
Coleosporiaceae		
Coleosporium Senecionis	2	Sappin-Trouffy 1896, Mad. Moreau 1914c
„ *Sonchi*	2	Sappin-Trouffy 1896
„ „	ca. 6—10	Holden u. Harper 1903
Protobasidiomycetes		
Auriculariaceae		
Auricularia mesenterica	2	Maire 1902[1]
Eocronartium muscicola	4	Fitzpatrick 1918a
Tremellaceae		
Sebacina effusa	2	Maire 1902
Exidia truncata	wechselnde Zahl von Chromatinkörnern	Juel 1898
Gyrocephalus rufus	2	Maire 1902
Autobasidiomycetes		
Dacryomycetaceae		
Dacryomyces delinquescens	2[2]	„ 1902
Calocera cornea	2	„ 1902
Exobasidiaceae		
Exobasidium Andromedae	ca. 2	„ 1902
Tulasnellaceae		
Tulasnella thelephora (= *Muciporus corticola*)[3]	ca. 4	Juel 1897b
Corticiaceae		
Tomentella (= *Hypochnus*) *terrestris*	4	Kniep 1913
„ „ *subtilis*	* 4—6	Harper 1902
Corticium comedens	2	Maire 1902
„ *varians*	〉 2	Kniep 1915
„ *serum*	〉 2	„ 1915
Thelephoraceae		
Cyphella ampla	2	Maire 1902
Craterellus cornucopiodes	viell. 2	Juel 1916
„ *clavatus*	„ 2	„ 1916
„ *pistillaris*	ca. 3—4	„ 1916
Clavariaceae		
Clavaria rugosa	2	Maire 1902
„ *aurea*	3—4	Juel 1916
„ *ligula*	3—4	„ 1916
„ *pistillaris*	ca. 4	„ 1916
Polyporaceae		
Fistulina hepatica	2	Maire 1902

[1]) Juel (1898) sah „einige kleine Körner", die vielleicht Chromosomen darstellen.

[2]) Juel (1898) spricht wieder von einer wechselnden Zahl von Chromatinkörnern. Sollten es Chromosomen sein?

[3]) Juel (1914) wies später nach, daß die von ihm (1897b) aufgestellte Gattung *Muciporus* zu streichen und die Speciesbezeichnung entsprechend zu verändern sei.

Boletus regius	2	Maire 1902
„ *flavus*	2	„ 1902
„ *granulatus*	3—4	Levine 1913[1])
„ *albellus*	3—4	„ 1913
„ *vermiculosus*	3—4	„ 1913
„ *castaneus*	3—4	„ 1913
„ *versipellis*	3—4	„ 1913
„ *chrysenteron*	3—4	„ 1913
Agaricaceae		
Leptotus (= Dictyotus) bryophilus	2	Maire 1902
Cantharellus cibarius	wohl 2	Juel 1916
„ *cinereus*	2	Maire 1902
Paxillus involutus	2	„ 1902
Coprinus radiatus	2	„ 1902
Hygrophorus conicus	2	„ 1902
„ *ceraceus*	2	„ 1902
„ *agathosmos*	2	„ 1902
„ *lucorum*	2	„ 1902
„ *ericeus (= virgineus)*	2	„ 1902
Lactaria deliciosa	2	„ 1902
Coprinarius (= Psathyrella) disseminatus	2	„ 1902
Hypholoma appendiculatum	2	„ 1902
„ *perplexum*	8 oder mehr	S. P. Nichols 1905
Psalliota (= Stropharia) semiglobata	2	Maire 1902
„ *perrara*	2	Hirmer 1920
Pholiota lucifera	2	Maire 1902
„ *praecox*	6—8	Wager 1911
Agaricus (= Mycaena) galericulatus	2	Maire 1902
„ „	4	Wager 1911
„ *(= Clitocybe) aurantiacus*	2	Maire 1902
Armillaria mellea	4	Kniep 1911
„ *mucida*	mindestens 4	„ 1916
Amanita pantherina	2	Maire 1902
„ *muscaria*	6—8	Wager 1893
Hymenogastraceae		
Hydnangium carneum	5—6	Petri 1902
„ „	2	van Bambeke 1903
Lycoperdaceae		
Lycoperdon caelatum	2	Maire 1902
„ *pisiforme*	2	„ 1902
„ *excipuliforme*	2	„ 1902
Geaster fimbriatus	2	„ 1902
Nidulariaceae		
Nidularia globosa (= piriformis)	2	Maire 1902, R. E. Fries 1911 a
Cyathus olla	2	Malinowski 1913

[1]) Man denke auch daran, daß bereits Dangeard (1895b, Fig. 17, S. 165) für *Polyporus versicolor* schon ganz deutlich mehr als zwei Chromosomen abbildet. Es lassen sich hier fünf Chromosomen klar unterscheiden.

Sclerodermataceae		
Scleroderma vulgare	2	Maire 1902

Hepaticae

Marchantiaceae		
Corsinia marchantioides	11—12	K. Meyer 1911
Conocephalus (= Fegatella) conicus	9 [1])	Showalter 1921
Chomiocarpon quadratus (= Preissia commutata)	8	Graham 1913
Marchantia polymorpha	8	Schottländer 1892, van Hook 1900, Ikeno 1903a, b, Escoyez 1907a
Ricciaceae		
Riccia crystallina	4	C. E. Lewis 1906a
„ *glauca*	7—8	Beer 1906b
„ *Frostii*	8	Black 1913
Ricciocarpus natans [2]) (= *Riccia lutescens*)	4	Garber 1904, C. E. Lewis 1906a
Anthocerotaceae		
Anthoceros laevis	4	Davis 1899
„ *Husnoti*	4	Scherrer 1914
Jungermanniaceae anacrogynae		
Sphaerocarpus Donnellii	8	Ch. E. Allen 1917b, 1919
„ *texanus*	8	Schacke 1919
Riella Clausonis	8	Kruch 1891
Riccardia (= Aneura) multifida	11—12	Farmer 1894
Pallavicinia decipiens	4	„ 1894
„ *Lyellii*	8	A. C. Moore 1903, 1905
„ *Zollingeri*	8	Campbell u. F. Williams 1914
„ *Levieri*	8	„ 1914
„ *radiculosa*	8	„ 1914
Symphyogyna aspera	8	Mac Cormick 1914 [3])
Monoclea Forsteri	8—10	D. S. Johnson 1904
Pellia epiphylla	8	Farmer und Reeves 1894, Farmer 1895a, Davis 1901, Chamberlain 1903 [4])
Blasia pusilla	5—6	Woodburn 1913
Calycularia radiculosa	8	Campbell 1913

---

[1]) Alle früheren Untersucher (Farmer 1895a, d, Bolleter 1905, Escoyez 1907a, Woodburn 1911a) hatten nur 8 Chromosomen gezählt. Showalter zeigte jedoch in sehr klaren Figuren, daß außer 8 großen Chromosomen noch ein neuntes, sehr kleines, aber völlig von den anderen unabhängiges Chromosom vorhanden ist.

[2]) Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich bei der „Species" *Ricciocarpus natans* um eine Sammelart handelt, die Wasserformen verschiedener *Riccia*-Arten in sich vereinigt. Gerade karyologisches Studium könnte hier vielleicht aufklärend wirken.

[3]) Im Text wird die Zahl zwar nicht angegeben, sie ist aber wohl aus Fig. 52 (S. 132) unzweifelhaft zu erschließen.

[4]) Sowohl Farmer wie Chamberlain sahen öfter anstatt der 8-Zahl auch Kerne mit 7 und 9 Chromosomen.

Treubia insignis	8	Grün 1913
Fossombronia cristata	ca. 4	Haupt 1920
„ *Dumortieri*	8	Farmer 1895a
„ *longiseta*	8	H. B. Humphrey 1906
Calobryum Blumei	8	Campbell 1920
Jungermanniaceae acrogynae		
Lophocolea ciliolata	8	Farmer 1895a[1])
Chiloscyphus polyanthus	ca. 10	Florin 1918a
Eucephalozia bicuspidata	ca. 18	Farmer 1895a
Scapania undulata	8	„ 1895a[1])
Bellincinia (= Porella) spec.	6	Woodburn 1911a

Musci

Sphagnaceae		
Sphagnum squarrosum	20	Melin 1915
Funariaceae		
Funaria hygrometrica	> 4	Beer 1906b[2])
Bryaceae		
Bryum capillare	10	El. u. Em. Marchal 1911
„ „ *var. bivalens*	20	„ „ „ „ 1911
„ *caespiticium*	10	„ „ „ „ 1911
Mniaceae		
Mnium hornum	6	M. Wilson 1908, 1909, 1910, 1911, 1915, El. u. Em. Marchal 1911
„ „ *var. bivalens*	12	„ „ „ „ 1911
„ *affine var. ciliaris*	6	Woodburn 1915
„ *spec.*	8	Docters van Leeuwen-Reijnvaan 1908
Polytrichaceae		
Polytrichum juniperinum	6	Docters van Leeuwen-Reijnvaan 1907, 1908, Arens 1907 a[3]), Ch. E. Allen 1912, Vandendries 1912b
„ *piliferum*	6	Docters van Leeuwen-Reijnvaan 1907, 1908, Vandendries 1912b
„ *formosum*	6	Docters van Leeuwen-Reijnvaan 1907, 1908, Walker 1913
„ *commune*	6	Vandendries 1912b, Woodburn 1915

[1]) Nach den Figuren auf Pl. XVII zu urteilen.

[2]) Beer (1903) hatte früher nämlich „with absolute certainty" 4 Chromosomen zu zählen geglaubt. — Auch die Angabe von Gayet (1897), daß *Fissidens incurvus* nur 4 Chromosomen habe, wird von Docters van Leeuwen-Reijnvaan (1907) als irrtümlich zurückgewiesen.

[3]) Im Texte der Arbeit (S. 26) steht: 8 Chromosomen. Verf. sah aber bald selbst seinen Irrtum ein, und mit Genehmigung des Verf. habe ich s. Zt. bei einem Referat (im Bot. Centralbl., Bd. 107 S. 611, 1908) diese in die richtige Zahl 6 korrigiert.

Pogonatum rhopalophorum	8	IKENO 1904
Catharinaea angustata	8	„ 1904
„ *undulata*	16—17	M. WILSON 1911
Hypnaceae		
Amblystegium serpens	12	EL. u. EM. MARCHAL 1911 [1])
„ „ *var. bivalens*	24	„ „ „ „ 1911, EM. MARCHAL 1912
„ „ „ *tetravalens*	(48) [2])	EL. u. EM. MARCHAL 1911
„ *irriguum*	12	EM. MARCHAL 1912
„ *riparium*	24	„ „ 1912
Brachythecium velutinum	10	EL. u. EM. MARCHAL 1911

Filicales

Ophioglossaceae		
Ophioglossum reticulatum	ca. 100—120	BURLINGAME 1907
Helminthostachys ceylanica	ca. 40—60	BEER 1906a
Hymenophyllaceae		
Trichomanes Kaulfussii var. apospora	* ca. 40	GEORGEVITSCH 1910a [3])
Cyatheaceae		
Alsophila excelsa	ca. 60	GREGORY 1904a, b
Polypodiaceae [4])		
Cystopteris fragilis	32	W. C. STEVENS 1898a
Onoclea sensibilis	32	GREGORY 1904a, b
Dryopteris (= Nephrodium) filix mas var. pseudomas [5])	ca. 72	FARMER u. DIGBY 1907
„ „ *var. polydactyla Wills*	(64)-66	„ „ „ 1907
„ „ *var.* „ *Dadds*	90(-96)	„ „ „ 1907
„ „ *var. crenata*	* 36—38	DE LITARDIÈRE 1912a
Dryopteris cristatus var. apospora Cropper [6])	60(—78)	FARMER u. DIGBY 1907

[1]) 1909 hören wir von den Verfassern noch von 10—12 Chromosomen.

[2]) Diese künstlich erzeugte Rasse ist bisher cytologisch nicht untersucht.

[3]) Da die untersuchten Exemplare apospor und apogam sind, weiß Verf. nicht, ob die ca. 80 von ihm aufgefundenen Chromosomen die Haploid- oder Diploid-Zahl bedeuten. Nach GOEBELS „Organographie" (1913, S. 419) ist das sich ähnlich verhaltende *Trich. Kraussii*, „wie kaum zu bezweifeln", diploid. Darum habe ich in unsere Tabelle 40 als Haploidzahl gesetzt. Tatsächlich kommt diese aber nirgends vor.

[4]) Daß bei den Polypodiaceen auch niedrigere Chromosomenzahlen als 32 vorkommen, phylogenetisch betrachtet also diese bereits als „bivalent" gelten können, mag uns die Angabe von Miß PACE (1910) besagen, wonach in einem unbestimmten Prothallium (vielleicht der Gattung *Dryopteris* nahestehend oder zugehörig) 16 Chromosomen gezählt wurden. Wenn Verf. selbst aus der Zahl noch evtl. auf eine Osmundacee schließen möchte, so wissen wir jetzt, daß bei *Osmunda* gar nicht 16 Chromosomen vorhanden sind. Und die Verf. muß zugeben, daß irgend eine morphologische Ähnlichkeit mit einer Osmundacee, etwa in der Form des jungen Sporophyten gar nicht besteht.

[5]) Die Varietät dürfte der typischen Form sehr nahe stehen (vgl. W. H. LANG 1898, S. 212).

[6]) Bei FARMER u. DIGBY (1907, S. 180) heißt es ursprünglich „*Var. cristata apospora Druery*". In einer dem Sep.-Abdruck beigegebenen Korrektur ist von den Autoren statt *Druery Cropper* gesetzt. Miß DIGBY (1905) hatte hier ursprünglich ca. 50 Chromosomen gezählt.

Dryopteris falcatus	60—65	R. F. ALLEN 1911[1])
„ „	ca. 80	WINGE 1917
„ *mollis*	64—66	YAMANOUCHI 1907, 1908a—c
„ *hirtipes*	60—65	STEIL 1919
Fadyenia prolifera	32	GREGORY 1904a, b
Davallia capensis	32	„ 1904a, b
Asplenium marinum[2])	ca. 32	„ 1904a, b
„ *decussatum*	30—40	NĚMEC 1905
„ *bulbiferum*	* 32	DE LITARDIÈRE 1912a
Scolopendrium vulgare	32	W. C. STEVENS 1898a, GREGORY 1904a, b, FARMER u. DIGBY 1907
„ „ *var. crispa Drummondae*	ca. 70—100	FARMER u. DIGBY 1907[3])
Athyrium filix femina	ca. 38—40	„ „ „ 1907
„ „ „ *var. clarissima Bolton*	* ca. 42[4])	„ „ „ 1907
Athyrium filix femina var. clarissima Jones	* ca. 45[4])	„ „ „ 1907
Athyrium filix femina var. uncoglomerata Stansfield	* ca. 50[4])	„ „ „ 1907
Adiantum cuneatum	* ca. 32	DE LITARDIÈRE 1912a
Pteris multifida	* 26	„ „ 1912a
„ *tremula*	32[5])	GREGORY 1904a, b
Pteridium aquilinum	32	W. C. STEVENS 1898a
Polypodium aureum	34	FARMER u. DIGBY 1910
„ *vulgare*	ca. 90	„ „ „ 1910
„ „ *var. elegantissima*	ca. 90	„ „ „ 1910
„ *aureum × vulgare var. elegantissima*	* $\frac{95—105}{2}$	„ „ „ 1910
Parkeriaceae		
Ceratopteris thalictroides	120—130	YABE u. YASUI 1913[6])
Osmundaceae		
Osmunda palustris var. aurea	20	DIGBY 1919

[1]) Die Zählungen gelangen hier schwer. Miß ALLEN fand Zahlen zwischen 58 und 69, am meisten glaubte sie 62—63 Chromosomen zu zählen.

[2]) Die Pflanze wird auch als Bastard zwischen *Asplenium Ceterach* und *Scolopendrium vulgare* aufgefaßt.

[3]) Hier glauben die Autoren, daß in der Tat Schwankungen in der Chromosomenzahl bei den einzelnen Zellen eines und desselben Individuums vorkommen. So wurden im Embryo 95—100 (einmal nur 80), im Prothallium 70, im Archegon 80—83, im Antheridium 70—82 gezählt. Die Schwankungen könnten (s. auch A. ERNST 1918, S. 213) auf Hybrid-Einfluß hindeuten. Doch ist mir die Richtigkeit der Zählungen noch nicht erwiesen (s. a. DE LITARDIÈRE 1912a).

[4]) Die haploide Zahl kommt hier in Wirklichkeit wieder nicht vor, da sowohl Gametophyt wie Sporophyt in der „Zygophase" sind (H. WINKLER 1920).

[5]) CALKINS (1897) gab hier mit 120—130 diploiden, = 65 haploiden etwa die doppelte Chromosomenzahl an. Es wird zu untersuchen sein, ob verschiedenwertige Rassen vorliegen.

[6]) Ich entnehme die Zahl der Arbeit von M. ISHIKAWA (1916), da die Arbeit selbst japanisch geschrieben ist.

Osmunda regalis	22	GUIGNARD 1899c, STRASBURGER 1900a[1])
„ *cinnamomea*	22	YAMANOUCHI 1910
Marsiliaceae		
Marsilia Nardu	16	STRASBURGER 1907a
„ *vestita*	16	„ 1907a
„ *quadrifolia*	16	„ 1907a
„ *elata*	16	„ 1907a
„ *hirsuta*	16	„ 1907a
„ *macra*	16	„ 1907a
„ *Drummondii*	* 16[2])	„ 1907a
Salviniaceae		
Salvinia natans[3])	4	ARNOLDI 1910
„ „	8	KUNDT 1911, YASUI 1911
	Equisetales	
Equisetaceae		
Equisetum limosum	ca. 45—50	BOENICKE 1911a
„ *arvense*	ca. 115[4])	BEER 1913
	Lycopodiales	
Selaginellaceae		
Selaginella Emiliana	8	DENKE 1902
„ *serpens*	8	„ 1902
	Psilotales[5])	
Psilotaceae		
Psilotum triquetrum	48[6])	ROSEN 1896, GUIGNARD 1898
	Isoetales	
Isoetaceae		
Isoetes echinosporum	11	EKSTRAND 1920
	Gymnospermae	
	Cycadales	
Cycadaceae		
Cycas revoluta	* 12	M. ISHIKAWA 1916
Stangeria paradoxa	12	CHAMBERLAIN 1916

---

[1]) STRASBURGER (1894a, b) hatte früher nur 12 Chromosomen angenommen. R. W. SMITH (1900b) glaubte an eine Variabilität der Zahl zwischen 12 und 20 Chromosomen; am häufigsten fand er 14—16.

[2]) Die Species bleibt in Wirklichkeit dauernd diploid.

[3]) Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob es sich hier um zwei Rassen mit verschiedener Chromosomenzahl handelt.

[4]) Die Zählungen variierten hier zwischen 94 und 136 Chromosomen.

[5]) Die Gruppe wird von ENGLER u. GILG (1919) neuerdings mit Recht wegen der durch LAWSON (1918) entdeckten multiciliaten Spermatozoiden von den Lycopodiales als eigene Klasse abgetrennt (vgl. a. HOLLOWAY 1918 und DARNELL-SMITH 1918).

[6]) ROSEN sah zuweilen bis zu 50 Chromosomen, STRASBURGER (1884b, S. 280) hatte noch ca. 140 gezählt. — Von Interesse ist, daß LAWSON (1918, S. 104) für *Tmesipteris* (Prothallium) angibt, die Kerne seien hier deutlich größer als bei *Psilotum*. Ist auch die Chromosomenzahl entsprechend vermehrt?

Dioon edule	12	CHAMBERLAIN 1906
Zamia floridana	12[1])	F. GR. SMITH 1907
Ceratozamia mexicana	12[1])	„ „ „ 1907
Gingkoales		
Gingkoaceae		
Gingko biloba	12	CARDIFF 1906, M. ISHIKAWA 1910[2])
Coniferales		
Taxaceae		
Podocarpus nivalis	12	BURLINGAME 1908
„ *Totara var. Hallii*	12	„ 1908
„ *elongata*	12	„ 1908
„ *salignus*	* 12	SCHÜRHOFF 1919a[3])
„ *Nageia*	12	M. ISHIKAWA 1916
Cephalotaxus drupacea	12	„ 1916[4])
Torreya californica	ca. 8	ROBERTSON 1904b
Taxus baccata	8[5])	E. OVERTON 1893a, b, STRASBURGER 1904a
„ *canadensis*	12	M. ISHIKAWA 1916
Pinaceae		
Araucaria brasiliensis	8	BURLINGAME 1913
„ *Bidwillii*	ca. 12	LOPRIORE 1905
Picea excelsa	12	MIYAKE 1903a
Tsuga canadensis	12	MURRILL 1900
Abies balsamea	12	MIYAKE 1903b[6])
Larix europaea (= decidua)	12	STRASBURGER 1892a, NĚMEC 1910a
„ *dahurica*	12	BELAJEFF 1894b, WÓYCICKI 1906
„ *sibirica*	12	JUEL 1900b
„ *leptolepis*	12	C. ISHIKAWA 1902
Pseudolarix Kaempferi	12	MIYAKE u. YASUI 1911
Pinus silvestris	12[7])	STRASBURGER 1892a, BLACKMAN 1898

[1]) Die älteren Angaben einiger Autoren (GUIGNARD 1889c, 1891c, E. OVERTON 1893a, b), daß die Haploidzahl nur von 8 Chromosomen gebildet wird, sind sicher irrig, da GRACE SMITH in 25 Zählungen immer 12 Chromosomen fand; bei *Ceratozamia* war die gleiche Zahl unter 50 Zählungen wenigstens bei 46 Fällen, während hier in drei Fällen 11, in einem 13 Chromosomen gesehen wurden.

[2]) Hier auch die Angaben über irrtümliche frühere Zählungen: CAROTHERS (1907) fand 8, SPRECHER (1907, S. 111) desgleichen 7—10 Chromosomen.

[3]) Die gleichfalls bei vegetativen Mitosen vorgenommenen Zählungen von SHIBATA (1902c), wonach bei *Pod. chinensis* und *Nageia* nur 12 diploide Chromosomen existieren sollen, sind wohl ebenso unrichtig wie die von STRASBURGER (1908b), daß *Podocarpus latifolia* 16 diploide Chromosomen habe.

[4]) Damit dürfte die Zählung LAWSONS (1907a) mit 10 Chromosomen gefallen sein.

[5]) Auch JÄGER (1899, S. 255) gibt für diese Species an, daß sie „vermutlich" 16 diploide Chromosomen habe und „keinesfalls mehr als 8" diploide.

[6]) Inwieweit HUTCHINSONS (1915b) Zählung mit 16 Chromosomen gerechtfertigt ist, wäre wohl erst noch zu erweisen.

[7]) Die von DIXON (1894) und STRASBURGER (1894a, b) gemachten Angaben, daß nur 8 Chromosomen da wären, haben sich damit als unrichtig erwiesen. DIXON sah übrigens auch selbst schon Kerne mit 12 Chromosomen.

Pinus Laricio	12	CHAMBERLAIN 1899[1]
„ „ *var. austriaca*	12	FERGUSON 1904[2]
„ *Strobus*	12	FERGUSON 1901, 1904[2], BAILEY 1920b
„ *rigida*	12	FERGUSON 1904[2]
„ *resinosa*	12	„ 1904[2]
„ *Pinaster*	* 12	SAXTON 1909a
Sciadopitys verticillata	12[3]	MIYAKE 1916 (angegeben bei M. ISHIKAWA 1916)
Cunninghamia sinensis	12	MIYAKE 1911
Sequoia gigantea	* 12	GOODSPEED u. CRANE 1920
„ *sempervirens*	16[4]	LAWSON 1904a
Cryptomeria japonica	9—10	„ 1904b
Taxodium distichum	(11)—12	COKER 1903b
Actinostrobus pyramidalis	8	SAXTON 1913a
Callitris (= Widdringtonia) cupressoides	6	„ 1909b
„ *verrucosa*	8—10	„ 1910a
„ *cupressiformis*	12[5]	„ 1909b
„ *Muelleri*	12[5]	„ 1909b
„ *quadrivalvis*	12	„ 1913b
Thuja occidentalis	8[6]	KNISCHEWSKI 1906
Juniperus communis	11	NORÉN 1907
„ *var. depressa*	12	G. NICHOLS 1910

Gnetales

Gnetaceae		
Ephedra trifurca	12	LAND 1904
„ *distachya (= helvetica)*	* 12[7]	BERRIDGE u. SANDAY 1907
„ *altissima*	ca. 12	BERRIDGE 1909
Welwitschia mirabilis	ca. 25	PEARSON 1909[8]
Gnetum Gnemon	12	COULTER 1908b
„ *africanum*	ca. 12	PEARSON 1912

[1]) FULLMER (1898) hatte diploid noch 16, haploid also 8 Chromosomen angenommen.

[2]) Bei allen von Miß FERGUSON untersuchten *Pinus*-Arten konnte die Chromosomenzahl etwas variieren (1904, S. 25). Gelegentlich wurden 13—14, als seltene Ausnahme 16 Chromosomen gezählt.

[3]) Die Zahl findet sich handschriftlich in meinem wie in H. WINKLERS Separat „according to MIYAKEs verbal information" eingetragen. Damit dürfen wir LAWSONs (1910) Zählung mit 8 Chromosomen wohl aufgeben.

[4]) Die Zählung wird von GOODSPEED u. CRANE (1920) angezweifelt.

[5]) Dazu schreibt jedoch SAXTON (1910a): „I am now convinced that the numbers are somewhat less than that."

[6]) LAND (1902) hatte 12 Chromosomen gefunden. Diese Zahl wäre am ersten mit Rücksicht auf das Verhalten bei den meisten Gymnospermen zu erwarten gewesen. Frl. KNISCHEWSKI weist sie aber ausdrücklich zurück, und da die Arbeit unter der Leitung von A. ERNST-Zürich gemacht ist, habe ich ihre Zählung aufgenommen. Dazu kommt, daß LAND zu der Zahl 12 nur an dem Studium der „jacket-cells" der Archegonien gekommen ist (S. 253). „Shortly after the fertilization the jacket cells break down, and in many cells the chromosomes become separated, and are then in a favourable condition for counting, the gametophyte number being twelve."

[7]) JACCARD (1894) und SIGRIANSKI (1913) wollen nur 8 Chromosomen für diese Art zählen. Erneute Untersuchung ist jedenfalls geboten.

[8]) Sie liegt nach dem Autor zwischen 22 und 26.

Angiospermae

Dicotyledoneae

Casuarinaceae		
Casuarina quadrivalvis	8—12	JUEL 1902b, 1903a
Saururaceae		
Saururus cernuus	10	TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918
Houttuynia cordata	* 26—28[1])	SHIBATA u. MIYAKE 1908
Piperaceae		
Piper subpeltatum	12	PALM 1915[2])
„ „	ca. 20	HÄUSER 1916[2])
„ *Betle*	16	D. S. JOHNSON 1910
Peperomia Sintenisii	8	W. H. BROWN 1908
„ *pellucida*	10—12	„ 1908
„ *resediflora*	12	HÄUSER 1916
„ *magnoliifolia*	12	„ 1916
„ *blanda*	ca. 12	„ 1916
„ *hispidula*	12—14	D. S. JOHNSON 1914a
Salicaceae		
Populus canadensis	4	GRAF 1921
„ *tremula*	4	„ 1921
Juglandaceae		
Juglans californica	* 17	BABCOCK 1915
„ „ *var. quercina*	* 17	„ 1915

Fagaceae

Es liegt nur die Angabe von COSENS (1912, S. 357) vor, wonach bei *Quercus coccinea* die Diploidzahl der Chromosomen 8 betragen soll (Wurzelspitze und Cambium der *Dryophanta*-Gallen). Die daraus zu berechnende Haploidzahl von 4 möchte ich vorläufig noch nicht in unsere Liste aufnehmen, bis sie anderweit verificiert ist.

Moraceae		
Morus indica	14	TAHARA 1910b
„ *alba*	14	„ 1910b
„ Hybriden infolge Kreuzung von *M. bombycis*, *M. alba*, *M. indica* u. *M. multicaulis*	14	OSAWA 1916 (mitg. b. M. ISHIKAWA 1916)
„ *alba var. „Shirowase“*	* $\frac{42}{2}$[3])	OSAWA 1916
„ *spec.* (10 Gartenrassen)	* $\frac{42}{2}$	„ 1916 (mitg. b. M. ISHIKAWA 1916)

[1]) Eine Reduktion unterbleibt bei dieser „ooapogamen“ Pflanze selbst während der Teilungen der Pollen-Mutterzellen (s. oben S. 447). Daher ist die obige Zahl nur „rechnerisch“ aus der allein vorkommenden diploiden Zahl gewonnen.

[2]) Eine von beiden Zählungen ist jedenfalls unrichtig.

[3]) TAHARA (1910b) hatte noch zwischen 40—50 diploiden gezählt. Erst OSAWA zeigte, daß es sich um einen Bastard handelt, der infolge des Zusammentritts einer haploiden und einer diploiden Geschlechtszelle entstanden sein dürfte (vgl. auch KIHARA 1919a, S. 29).

Humulus Lupulus	10	Tournois 1914, Winge 1914
„ *japonicus*	10	Tournois 1914, Winge 1917[1])
Cannabis sativa	10	Strasburger 1910c[2])
Urticaceae		
Urtica dioica	16	Strasburger 1910b
Elatostema acuminatum	16	„ 1910b
„ *sessile*	* 16	„ 1910b
Proteaceae		
Protea lepidocarpon	12	Ballantine 1909
Loranthaceae		
Dendrophthora opuntioides	* 9—10	York 1913
„ *gracile*	9	„ 1913
Balanophoraceae		
Helosis guyanensis	18	Umiker 1920
Balanophora elongata	* 8	A. Ernst 1914[3])
Aristolochiaceae		
Aristolochia Clematitis	7[4])	Samuelsson 1914
„ *fimbriata*	7	Täckholm u. Söderberg 1918
„ *Sipho*	14	„ 1918
Asarum europaeum	ca. 12	„ 1918
Rafflesiaceae		
Rafflesia Patma	12	A. Ernst u. Schmid 1913
Polygonaceae		
Rumex acetosa	8	Roth 1906
„ *hispanicus*	8	„ 1906
„ *arifolius*	8	„ 1906
„ *nivalis*	8	„ 1906
„ *scutatus*	12	„ 1906
„ *acetosella*	16	„ 1906
„ *verticillatus*	ca. 24[5])	Fink 1899
„ *crispus*	32	Dudgeon 1918
„ *cordifolius*	ca. 40	Roth 1906
Fagopyrum esculentum	8	N. E. Stevens 1912b
Chenopodiaceae		
Chenopodium album	9	Winge 1917
„ *hybridum*	9	„ 1917
„ *murale*	9	„ 1917
„ *vulvaria*	9	„ 1917
„ *bonus Henricus*	18	„ 1917
Atriplex hastatum	9[6])	„ 1917
„ *litorale*	9	„ 1917
„ *patulum*	18	„ 1917

[1]) Winge hatte früher (1914) nur 8 Chromosomen gezählt.

[2]) Strasburger (1909a, S. 246) wollte anfangs nur 9 Chromosomen annehmen.

[3]) Die genaue Chromosomenzahl war nicht festzustellen, s. Erklärung zu Fig. 15, Taf. I. Lotsy (1900) meinte als Diploidzahl 8 zu sehen, was sicher zu niedrig ist.

[4]) Die Figur bei Jacobsson-Stiasny (1918) auf Taf. I, Fig. 5 zeigt 8 Chromosomen.

[5]) Roth (1906, S. 342) glaubt, daß die Zahl höher sein werde.

[6]) Rosenberg (1909c) hatte diploid noch ca. 24 Chromosomen zu sehen gemeint.

Beta vulgaris var. perennis = B. maritima	9[1]	WINGE 1917
Bassia hirsuta	9	„ 1917
Hablitzia tamnoides	9	DAHLGREN 1916
Spinacia oleracea	6	STOMPS 1910, WINGE 1917
Nyctaginaceae		
Mirabilis Jalapa × tubiflora	ca. 16	TISCHLER 1907, 1908[2]
Cynocrambaceae		
Thelygonum Cynocrambe	10	H. SCHNEIDER 1913a
Caryophyllaceae		
Melandryum rubrum	12	STRASBURGER 1910c[3]
„ *album*	12	SCHÜRHOFF 1919b
Nymphaeaceae		
Cabomba caroliniana	12	NITZSCHKE 1914
Nuphar luteum	17[4]	LUBIMENKO u. MAIGE 1907, ROSENBERG 1909c
Nymphaea alba	32	GUIGNARD 1897[5]
„ „	48	STRASBURGER 1900a[5]
Ceratophyllaceae		
Ceratophyllum submersum	12	STRASBURGER 1902a
Ranunculaceae		
Paeonia officinalis	8	WEFELSCHEID 1911
„ *peregrina*	8	„ 1911
„ „mehrere Arten“	12	E. OVERTON 1893a, b
Trollius europaea	11—12	LUNDEGÅRDH 1909, 1914b
Helleborus foetidus	12[6]	STRASBURGER 1888, J. B. OVERTON 1905
„ *viridis*	12	FRANCK 1911[7]
Nigella damascena	> 10	GUIGNARD 1901c
Delphinium Ajacis	12	BOENICKE 1911a
Aconitum Napellus	12	E. OVERTON 1893a, b; OSTERWALDER 1898
Anemone japonica	8	TAKAMINE 1916
„ *nemorosa*	12	WINGE 1917
Myosurus minimus	8	MANN 1892
Thalictrum minus	12	J. B. OVERTON 1909

[1]) MATTHIJSEN (angeg. bei FRANCK 1911, S. 31) hatte für die kultivierte *Beta vulgaris* nur 8 Chromosomen gezählt.

[2]) Die Eltern des Bastards unterscheiden sich wahrscheinlich nicht in ihrer Chromosomenzahl, wie aus den meist ganz normal verlaufenden allotypen Mitosen des Bastards erschlossen werden darf (vgl. oben S. 432).

[3]) SYKES (1909) hatte noch 12 als diploide Zahl angegeben.

[4]) GUIGNARD (1897) zählte nur 16, (1898, S. 163) gar nur 12 haploide Chromosomen.

[5]) Es wird wieder zu prüfen sein, ob es sich bei *Nymphaea alba* um Rassen mit verschiedener Chromosomenzahl handelt. Die Angabe LIEHRS (1916), der vegetativ nur 48, also 24 haploide Chromosomen zählt, würde sich mit einer univalenten und einer bivalenten Rasse vertragen. GUIGNARDs Formen entsprächen dann einem Bastarde von beiden. Doch sind LIEHRs Chromosomenzählungen meist überhaupt zu niedrig, so daß ich sie auch hier bis auf weiteres in unsere Liste nicht einfügen möchte.

[6]) MOTTIER (1898a) zählte dagegen 16 Chromosomen.

[7]) GUIGNARD (1901c, S. 403) sah im befruchteten Polkern hier mehr als 30 Chromosomen. Diese Zahl wäre also durch drei zu teilen.

Thalictrum purpurascens	24[1]	J. B. OVERTON 1909
Adonis dahurica	12	TAKAMINE 1916, M. ISHIKAWA 1916

Die Angabe von GUIGNARD (1885a, S. 343), daß in den Kernen des Embryosackwandbeleges von *Clematis recta* nur 16 Chromosomen seien, sowie die von SOUÈGES (1910/14, 1913, S. 155), der bei *Ficaria ranunculoides* haploid etwa 6 Chromosomen sah, endlich die von LIEHR (1916) über 8 diploide Chromosomen bei *Ranunculus reptans* geben wohl zu niedrige Werte. Interessant ist auch die Angabe MOTTIERS (1895, S. 297), daß bei *Ranunculus recurvatus* und *septentrionalis* die meristematischen Zellen durchweg viel größer als die bei *Ranunculus abortivus* seien. Das läßt darauf schließen, daß hier innerhalb der Gattung Differenzen in der Chromosomenzahl auftreten.

Lardizabalaceae		
Akebia quinata	16	VELSER 1913, KUWADA 1916 (angeg. v. M. ISHIKAWA 1916)
„ *lobata*	16	KUWADA 1916 (angeg. v. M. ISHIKAWA 1916)
Berberidaceae		
Podophyllum peltatum	8	MOTTIER 1897
Magnoliaceae		
Magnolia virginiana	19	MANEVAL 1914
„ *Kobus*	19	YAMAKAWA 1916 (angeg. v. M. ISHIKAWA 1916)
„ *parviflora*	19	„ 1916
„ *Yulan (= precia)*	ca. 40	GUIGNARD 1897
„ „	〉 50	WEFELSCHEID 1911
„ *tripetala*	ca. 45	C. H. FARR 1918
„ *obovata (= denudata)*	ca. 48	ANDREWS 1901
„ „	〉 50	WEFELSCHEID 1911
„ *Soulangiana Hort.*[2]) = *Yulan* × *obovata*	ca. 40	GUIGNARD 1897
„ *Lenneana Hort.*[2]) = *Yulan* × *obovata*	〉 50	WEFELSCHEID 1911
„ *foetida (= grandiflora)*	57 (?)	YAMAKAWA 1916 (angeg. v. M. ISHIKAWA 1916)
Liriodendron tulipifera	19	MANEVAL 1914
Drimys Winteri	ca. 36	STRASBURGER 1905a
Calycanthaceae		
Calycanthus occidentalis	10	PETER 1920
„ *floridus*	12	J. B. OVERTON 1905, PETER 1920
Lauraceae		
Cinnamomum Sieboldi	12	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1917

[1]) J. B. OVERTON hatte ursprünglich (1905) auch hier nur 12 haploide Chromosomen zu sehen geglaubt.

[2]) Nach C. K. SCHNEIDER (1906, S. 330—331) treten bei dem Bastard *Soulangiana* die *obovata*-Charaktere, bei *Lenneana* die *Yulan*-Charaktere stärker hervor.

Papaveraceae		
Papaver Rhoeas	7	Tahara 1915c
„ *somniferum var. glabra*	11	„ 1915c
„ *orientale*	21	„ 1915c
Chelidonium maius	6	Winge 1917[1]
„ „	8	Boenicke 1911a[1]
„ „ *var. laciniata*	6	Winge 1917[1]
„ „ „	8	Boenicke 1911a[1]
Corydalis pumila	* ca. 8	Němec 1910a
Capparidaceae		
Cleome paradoxa	16	Tischler 1921[2]
Cruciferae		
Iberis pinnata	8	Laibach 1907
Alliaria officinalis	ca. 18—20	Winge 1917
Sisymbrium strictissimum	8	Laibach 1907
Brassica campestris	10	Takamine 1916
„ *Napus*	16	Laibach 1907
Capsella bursa pastoris	16	Rosenberg 1904b, Laibach 1907
Lunaria biennis	12	Laibach 1907
Stenophragma Thalianum	5	„ 1907
Alyssum saxatile	8	„ 1907
„ *Wierzbikii*	8	„ 1907
„ *argenteum*	8	„ 1907
Sarraceniaceae		
Sarracenia purpurea	12	Shreve 1906
„ *rubra*	12	M. L. Nichols 1908
„ *variolaris*	12	„ 1908
Droseraceae		
Drosera rotundifolia	10[3]	Rosenberg 1903b, 1904a, 1909d, Levine 1916
„ *filiformis*	10	Levine 1916
„ *longifolia*	20	Rosenberg 1903b, 1904a, 1909d
„ *rotundifolia* · *longifolia*	$\frac{10+20}{2}$	„ 1903b, 1904a, 1909d
Podostemaceae		
Podostemon subulatus	ca. 20	W. Magnus 1913
Lawia ceylania	10	„ 1913
Oenone Imthurni	ca. 12—14	Went 1910
Mourera fluviatilis	ca. 14	„ 1910

[1]) Eine von beiden Zählungen ist jedenfalls unrichtig.

[2]) Ich habe diese blütenökologisch interessante Pflanze während meines Aufenthalts in Südarabien (Januar 1909) in Flemmingscher Lösung fixiert und neuerdings die Pollen-Entwicklung cytologisch studiert. Die Diakinese sowie die Anaphase der ersten Teilung und die Interkinese lieferten ausgezeichnete Bilder für Chromosomenzählungen. Ich schwankte nur zwischen 15 und 16 Chromosomen, entschied mich schließlich aber doch für die letztere Zahl.

[3]) Huie (1897), C. A. Peters (1897), ja Rosenberg selbst (1899) hatten anfangs nur 8 Chromosomen angenommen.

Hydrostachyaceae		
Hydrostachys imbricatus	10—12	Palm 1915
Saxifragaceae		
Saxifraga sponhemica	15	Pace 1912
„ *granulata*	〉 30	Juel 1907
Parnassia palustris	10	Pace 1912
Francoa appendiculata	ca. 20	Gäumann 1919
Philadelphus coronarius	10	v. d. Elst 1909
Ribes pallidum[1])	10	Himmelbaur 1912
„ *intermedium*[1])	12	Tischler 1921
„ *Gordonianum*[1])	ca. 12	„ 1921
Bruniaceae		
Staavia glutinosa	8	Saxton 1910c
Platanaceae		
Platanus orientalis (= acerifolia)	21	Winge 1917
Rosaceae		
Mespilus germanica	16	J. Meyer 1915
Crataegus monogyna	16	„ 1915

Die Angabe von Osterwalder (1910), daß die haploide Chromosomenzahl bei *Pirus communis* nur 4 betrage, möchte ich in unsere Liste nicht aufnehmen, da eine eingehendere cytologische Darstellung bisher nicht gegeben wurde und mir die Zahl auffällig niedrig zu sein scheint.

Rubus „fruticosus“	6	Strasburger 1904b
„ *biflorus*	6	„ 1904b
„ *leucodermis*	6	„ 1904b
Potentilla rupestris	8	Forenbacher 1914
„ *verna (= Tabernaemontani)*	16	Tischler 1907, 1908
„ *verna × rubens*	16	„ 1907, 1908
„ *silvestris*	16	Forenbacher 1914
„ *anserina*	16	„ 1914
„ *reptans*	16	„ 1914
Alchimilla arvensis	16	Murbeck 1901, Strasburger 1904b
„ *acutangula*	32	Murbeck 1901
„ *grossidens*	32	Strasburger 1904b
„ *cuneata*	32	„ 1904b
„ *gelida*	32	„ 1904b
„ *pentaphylla*	32	„ 1904b
„ *speciosa*	32	„ 1904b
„ *splendens*	32	„ 1904b

[1]) Die drei untersuchten Formen sind Bastarde. Da die allotypen Teilungen ohne „überzählige“ Chromosomen auskommen können, ist es wahrscheinlich, daß auch die Eltern die gleichen Chromosomenzahlen besitzen. *Ribes rubrum* und *petraeum* hätten darnach je 10, *R. albidum*, *nigrum*, *sanguineum* und *aureum* je 12 Chromosomen. Meine frühere (1906a) Zählung von 8 Chromosomen gab zu niedrige Werte an. Ein erneutes Studium zeigte mir, daß ich nach „angeschnittenen“ Äquatorialplatten gezählt hatte.

Alchimilla micans	32	STRASBURGER 1904b
„ *fallax*	32	„ 1904b
Rosa persica	7	TÄCKHOLM 1920
„ *carolina*	7	„ 1920
„ *nitida*	7	„ 1920
„ *gymnocarpa*	7	„ 1920
„ *pisocarpa*	7	„ 1920
„ *blanda*	7	„ 1920
„ *arkansana*	7	„ 1920
„ *arvensis*	7	BLACKBURN u. HARRISON 1921
„ *rugosa*	7	TÄCKHOLM 1920, BLACKBURN u. HARRISON 1921
„ *macrophylla*	7	TÄCKHOLM 1920
„ *microphyllla*	7	„ 1920
„ *sericea*	7	„ 1920
„ *oméiensis*	7	„ 1920
„ *lucens*	7	„ 1920
„ *elegantula*	7	„ 1920
„ *Hugonis*	7	„ 1920
„ *Willmottiae*	7	„ 1920
„ *sertata*	7	„ 1920
„ *chinensis* (verschied. Rassen)	7	„ 1920
„ „ (*lindica Kew*)	$7+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *cinnamomea var. univalens*	7[1]	„ 1920
„ „ *var. bivalens*	14	„ 1920
„ *Fendleri var. univalens*	7	„ 1920
„ „ *var. trivalens*	21	„ 1920
„ *beggeriana*	7	„ 1920
„ *laxa*	7	„ 1920
„ *nutkana var. univalens*	7	„ 1920
„ „ *var. trivalens*	21	„ 1920
„ *Woodsii*	7	„ 1920
„ *Webbiana*	7	„ 1920
„ *turbinata* (*= gallica × cinnamomea*)	$7+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *acicularis × cinnamomea*	$7+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *blanda × pendulina*	$7+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *centifolia maior Hort.*	$7+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ „ *var. muscosa*	14	„ 1920

[1]) STRASBURGER (1904b, S. 149) hatte hier 8 Chromosomen zu zählen geglaubt und suchte dann diese Zählung zu verallgemeinern, zum mindesten meinte er, daß die von ihm noch untersuchten *Rosa rubiginosa* und *canina* ebenfalls nur 8 Chromosomen hätten. Abgebildet hat er aber nur Kernteilungsstadien von *R. cinnamomea.* Es scheint mir überhaupt unwahrscheinlich, daß er von den anderen beiden Rosen-Arten Mitosen gesehen hat, da bei diesen die Chromosomenzahl erheblich höher ist als 8 (siehe gleich weiter unten).

Rosa gallica	14	TÄCKHOLM 1920
" *damascena var. variegata*	14	" 1920
" " *var. trigintipetala*	14	" 1920
" " *var.*	$14+\frac{7}{2}$	" 1920
" *lutea*	14	" 1920
" *hemisphaerica*	14	" 1920
" *pimpinellifolia*	14	TÄCKHOLM 1920, BLACKBURN u. HARRISON 1921
" " *var. spinosissima*	14	BLACKBURN u. HARRISON 1921
" *lucida*	14	TÄCKHOLM 1920
" *humilis*	14	" 1920
" *Davidi*	14	" 1920
" *dahurica*	14	" 1920
" *Fedtschenkoana*	14	" 1920
" *pratincola*	14	" 1920
" *pendulina* (meiste Rassen)	14	" 1920
" *acicularis*	14	" 1920
" " (einige Rassen)	21	" 1920
" *Moyesii*	14	" 1920
" " (einige Rassen)	21	" 1920
" *setipoda*	14	" 1920
" " (einige Rassen)	21	" 1920
" *Hybriden* (= „Remontanten")	14	" 1920
" " (= „Teerosen")	14	" 1920
" " (= „Pernetianas")	14	" 1920
" *villosa* (darunter Rasse „*Grenieri*")	$7+\frac{14}{2}$	" 1920
" " *var. mollis*	$7+\frac{14}{2}$	BLACKBURN u. HARRISON 1921
" " *var. coerulea*	$7+\frac{14}{2}$	" " 1921
" " *omissa*[1])	$7+\frac{14}{2}$	" " 1921
" " *suberecta*	$7+\frac{14}{2}$	" " 1921
" " *Sherardi*	$7+\frac{14}{2}$	" " 1921
" *rubrifolia*	$7+\frac{14}{2}$	TÄCKHOLM 1920
" *canina* (zahlreiche Rassen, darunter „*persalicifolia*"[2])	$7+\frac{21}{2}$	" 1920
" *canina var. flexibilis*	$7+\frac{21}{2}$	BLACKBURN u. HARRISON 1921
" " *var. pallens*	$7+\frac{21}{2}$	" " 1921

[1]) *R. omissa* TÄCKHOLM 1920 war nach BLACKBURN u. HARRISON = *R. Sabini* (= *R. pimpinellifolia* × *tomentosa silvestris*).

[2]) ROSENBERG (1909 b) hatte hier bereits 7 bivalente und ca. 20 univalente gesehen.

Rosa canina var. separabilis	$7+\frac{21}{2}$	Blackburn u. Harrison 1921
„ „ *var. Parisiensis*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ *glauca* (zahlreiche Rassen, darunter „*Jebei, contracta, Afzeliana*“)	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920
„ *glauca var. Reuteri*	$7+\frac{21}{2}$	Blackburn u. Harrison 1921
„ „ *var. venosa*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ „ *var. subscristata*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ „ *var. stephanocarpa*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ *dumetorum*	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920
„ „ *var. urbica*	$7+\frac{21}{2}$	Blackburn u. Harrison 1921
„ „ *var. hemitricha*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ *coriifolia* (zahlr. Rassen, darunter „*solanifolia*“)	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920, Blackburn u. Harrison 1921
„ *coriifolia var. Lintoni*	$7+\frac{21}{2}$	Blackburn u. Harrison 1921
„ *stylosa*	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920
„ „ (eine Rasse)	$7+\frac{28}{2}$	„ 1920
„ *tomentosa*	$7+\frac{21}{2}$	„ 1920
„ „ *var. silvestris*	$7+\frac{21}{2}$	Blackburn u. Harrison 1921
„ „ *var. scabriuscula*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ *rubiginosa*	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920
„ „ *var. comosa*	$7+\frac{21}{2}$	Blackburn u. Harrison 1921
„ „ *var. apricorum*	$7+\frac{21}{2}$	„ „ 1921
„ *Seraphini*	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920
„ *sylvicola*	$7+\frac{21}{2}$	„ 1920

Rosa micrantha	$7+\frac{21}{2}$	Täckholm 1920
„ *nitidula*	$7+\frac{21}{2}$	„ 1920
„ *sicula*	$7+\frac{21}{2}$	„ 1920
„ *hungarica*	$7+\frac{21}{2}$	„ 1920
„ *glutinosa* (einige Formen)	$7+\frac{21}{2}$	„ 1920
„ „ *libanotica*	$7+\frac{28}{2}$	„ 1920
„ *pendulina* × *acicularis* (?)	$14+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *britzensis*	$14+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *involuta*	$14+\frac{7}{2}$	„ 1920
„ *Sweginzowii*	21	„ 1920
„ *manca*	21	„ 1920
„ *Zagrabiensis*	$7+\frac{28}{2}$	„ 1920
„ *Klukii*	$7+\frac{28}{2}$	„ 1920
„ *junzilliana*	$7+\frac{28}{2}$	„ 1920
„ *Dingleri*	$7+\frac{28}{2}$	„ 1920
„ *Sabini*	$14+\frac{14}{2}$	Täckholm 1920, Blackburn u. Harrison 1921
„ *alba (gallica × dumetorum)*	$14+\frac{14}{2}$	Täckholm 1920

Außerdem wurden noch zahlreiche Hybriden sowohl von Täckholm (1920) wie von Blackburn u. Harrison (1921) in ihren Chromosomenzahlen conform zu den zu berechnenden Zahlen gefunden.

Neurada procumbens	6	Murbeck 1916
Prunus jedoensis	* 8	M. Ishikawa 1916
Leguminosae		
Cassia tomentosa	12	Saxton 1907
„ *Fistula*	12	Tischler 1921 [1])
Laburnum vulgare	24	Strasburger 1905c
Cytisus purpureus	24	„ 1905c

[1]) Ich habe die „Befruchtungs"- und „Beköstigungs"-Antheren dieser Art im August 1908 im Botanischen Garten zu Buitenzorg in Flemmingscher Lösung fixiert. Ganz klare Zählungen erhielt ich vor allem bei den homöotypen Teilungen der Pollen-Mutterzellen und zwar kurz vor Bildung der Äquatorialplatte und in früher Telophase.

Trifolium repens	ca. 12	MARTIN 1914
„ *pratense*	ca. 12	„ 1914
Vicia Faba (verschiedene Rassen)	6[1]	NĚMEC 1904a, 1910a, STRASBURGER 1911, LUNDEGÅRDH 1912a, d, 1914a, SHARP 1913, 1914a, SAKAMURA 1915, 1920
„ *cracca*	6	SAKAMURA 1914, 1920
„ *sativa*	6	SAKAMURA 1916 (mitgeteilt von M. ISHIKAWA 1916), 1920
„ *Pseudoorobus*	* 6	SAKAMURA 1920
„ *atropurpurea*	* 7	„ 1920
„ *pseudocracca*	* 7	„ 1920
„ *unijuga*	12	SAKAMURA 1916 (mitgeteilt von M. ISHIKAWA 1916), 1920
Lens esculenta	* 7	SAKAMURA 1920
Pisum sativum	7	CANNON 1903b, NĚMEC 1903a, b, 1904a, STRASBURGER 1907b, KEMP 1910, SAKAMURA 1916 (mitgeteilt von M. ISHIKAWA), 1920
„ „ (auch abweichende Rassen, wie die „*Rogues*")	7	BATESON u. PELLEW 1920
Lathyrus odoratus	7	WINGE 1919b
„ *latifolius*	7	„ 1919b
„ *vernus*	7	SAKAMURA 1920
Dolichos multiflorus	* 12	NĚMEC 1910a
Rutaceae		
Citrus aurantium subsp. amara	8	STRASBURGER 1907b
„ „ „ *sinensis*	8	„ 1907b
„ „ „ *Bajoura*	8	„ 1907b
„ *nobilis var.* „*Unshu*"	8	OSAWA 1912
Polygalaceae		
Salomonia biflora	7—8	CARDIFF 1906
Epirrhizanthes cylindrica	11[2])	SCHADOWSKI 1911
„ *elongata*	24[2])	WIRZ 1910
Euphorbiaceae		
Mercurialis annua	8[3])	STRASBURGER 1910c
Ricinus communis (= *zanzibariensis*)	* 10	NĚMEC 1910a, SUESSENGUTH 1921
Hevea brasiliensis	* 8	C. HEUSSER 1919
Euphorbia helioscopia	* 6	NĚMEC 1910a
„ *hypericifolia*	* 8	MALTE 1908[4])

[1]) J. H. SCHAFFNER (1898) hatte irrtümlich 16 diploide, also 8 haploide, FRASER und SNELL (1911) und FRASER (1914) desgleichen 7 haploide Chromosomen gezählt.

[2]) Vgl. dazu A. ERNST (1918, S. 324), dem die Zählungen bei *Epirrhizanthes* noch nicht einwandfrei erscheinen.

[3]) MALTE (1908, 1910) zählte nur 6, STRASBURGER (1909a, c) anfangs nur 7 Chromosomen.

[4]) Die Zahl konnte aus den hier sehr regelmäßigen Chromocentren erschlossen werden.

Euphorbia procera	ca. 8·	MODILEWSKI 1910
„ *(= Poinsettia) pulcherrima*	10	CARANO 1915b
„ *splendens*	12	WENIGER 1917
Callitrichaceae		
Callitriche verna	8	WINGE 1917
Empetraceae		
Empetrum nigrum	ca. 30[1])	SAMUELSSON 1913
Coriariaceae		
Coriaria myrtifolia	ca. 40	J. GRIMM 1912
Anacardiaceae		
Rhus toxicodendron	15	J. GRIMM 1912
Staphyleaceae		
Staphylea pinnata	12	WINGE 1917
„ *trifoliata*	ca. 36	MOTTIER 1914
Aceraceae		
Acer platanoides	11	CARDIFF 1906, TAYLOR 1920a
„ „ *var.*	13	TAYLOR 1920a
„ *Negundo*	13[2])	DARLING 1909, TAYLOR 1920a
„ *saccharum*	13	TAYLOR 1920a
„ *saccharinum*	26	„ 1920a
„ *Pseudoplatanus*	26	„ 1920a
„ *carpinifolium*	* ca. 26	„ 1920a
„ *rubrum var.*	ca. 36[3])	MOTTIER 1914, TAYLOR 1920a
„ „ „	ca. 54	TAYLOR 1920a
„ „ „	ca. 72	„ 1920a
Balsaminaceae		
Impatiens Sultani	7	OTTLEY 1918
„ *pallida*	12	RAITT 1916
Malvaceae		
Gossypium spec. var. „Afifi“	20	BALLS 1906[4])
„ *barbadense* × *herbaceum*	28	CANNON 1903a
Sterculiaceae		
Theobroma Cacao	8	J. KUYPER 1914
Camelliaceae		
Thea sinensis = Camellia theifera	15	COHEN STUART 1916
Guttiferae		
Garcinia Treubii	ca. 24	TREUB 1911
Tamaricaceae		
Myricaria germanica	12	FRISENDAHL 1912

[1]) Der Autor hatte ursprünglich für die Embryosack-Mutterzellen nur 7—8 Chromosomen zu sehen geglaubt. WINGE (1917, S. 79) gibt jedoch an, daß SAMUELSSON ihn persönlich beauftragt hätte, diese Zählung zu widerrufen (vgl. oben S. 526).

[2]) MOTTIER (1914) hatte ca. 12 angegeben.

[3]) DARLING (1912) hatte 40 Chromosomen gezählt.

[4]) In der „Vorl. Mitteil.“ (BALLS 1905) werden 10 Haploidchromosomen angegeben.

Violaceae		
Viola glabella	6	MIYAJI 1913[1]
„ *grypoceras*	10	„ 1913
„ *verecunda*	10	„ 1913
„ *nipponica*	10	„ 1913
„ *odorata*	10	WINGE 1921 (mitgeteilt von CLAUSEN 1921)
„ *okuboi*	12	MIYAJI 1913
„ „ *var. glabra*	12	„ 1913
„ *phalacrocarpa*	12	„ 1913
„ *diffusa*	* 13	„ 1913 (mitg. von M. ISHIKAWA 1916)
„ *tricolor*	13	CLAUSEN 1921
„ „ *var. arvensis*	17[2]	„ 1921
„ *japonica*	24	MIYAJI 1913
„ *Patrini*	36 (?)	„ 1913
„ „ *var. chinensis*	* 24	„ 1913 (mitg. von M. ISHIKAWA 1916)
Penaeaceae		
Sarcocolla minor	11—12	STEPHENS 1909
Thymelaeaceae		
Daphne Mezereum	9	STRASBURGER 1909a
„ *alpina*	9	„ 1909a
„ *Pseudomezereum*	9	OSAWA 1913b
„ *Kiusiana*	9	„ 1913b
„ *odora*	14[3]	„ 1913b
Wikstroemia canescens	9	STRASBURGER 1910a
„ *indica*	26	H. WINKLER 1906
„ „	22—29	STRASBURGER 1909a, b[4]
Gnidia carinata	9	„ 1909a

Elaeagnaceae

Für *Hippophaes rhamnoides* zählt SERVETTAZ (1909) nur 7—8 Chromosomen im Endosperm. Das gäbe als Haploidzahl ca. 3. Die Zählung ist jedenfalls zu niedrig.

Lythraceae		
Lythrum Salicaria	24	TISCHLER 1917a, 1918a
Oenotheraceae		
Oenothera biennis	7	GATES 1909a, DAVIS 1910, GOLDSCHMIDT 1913c, MACAVOY 1913, RENNER 1914
„ „ *var. lata*	* $\frac{15}{2}$	GATES u. N. THOMAS 1914, DE VRIES 1915a

[1]) Die Arbeit ist japanisch geschrieben. Ich entnehme die Zahlen der Publikation von M. ISHIKAWA (1916).

[2]) Ein Individuum mit 15 Chromosomen darf vielleicht als Bastard von denen mit 13 und 17 aufgefaßt werden.

[3]) Die Zahl erscheint WINGE noch nicht gesichert. HOLMGREN (1919) meint, es könnte sich diploid um 27, statt um 28 handeln. Dann hätten wir Triploidie. H. WINKLER (1920, S. 155) protestiert gegen solche Interpolationen.

[4]) Auch hier hat man an die Zahl 27 als triploide gedacht, und H. WINKLER legt wieder dagegen Verwahrung ein (S. 157).

Art		Zahl	Autor
Oenothera biennis var. albinervis	*	$\frac{15}{2}$	VAN OVEREEM 1921
„ „ *var. latifolia*	*	$\frac{16}{2}$	„ 1921
„ „ *var. semigigas*		$\frac{21}{2}$	STOMPS 1912b, 1914
„ *Lamarckiana*		7	GEERTS 1907, 1908, 1909, GATES 1907b, LUTZ 1907, DAVIS 1911, RENNER 1914, HABERLANDT 1921b usw.
„ „ *var. rubrinervis*		7	GATES 1908a
„ „ *var. nanella*		7	GATES 1908b, LUTZ 1908
„ „ *var. laevifolia*	*	7	GATES 1909b
„ „ *var. oblonga*	*	7	LUTZ 1908
„ „ *var. brevistylis*	*	7	GATES u. N. THOMAS 1914, GATES 1915a
„ „ *var. rubricalyx*	*	7	GATES u. N. THOMAS 1914
„ „ *var. plicatula*	*	7	LUTZ 1916
„ „ *var. delicatula*	*	7	„ 1916
„ „ *var. „pseudogigas“*	*	7	STOMPS 1916
„ „ *var. lata*	*	$\frac{15}{2}$	LUTZ 1912, GATES 1912, GATES u. N. THOMAS 1914
„ „ *var. semilata*	*	$\frac{15}{2}$	GATES 1913b, GATES u. N. THOMAS 1914
„ „ *var. lata rubricalyx*	*	$\frac{15}{2}$	GATES u. N. THOMAS 1914
„ „ *var. scintillans*	*	$\frac{15}{2}$	HANCE 1918[1])
„ „ *var. albida*	*	$\frac{15}{2}$	LUTZ 1908, 1917a
„ „ *var. incurvata*	*	$\frac{15}{2}$	GATES 1915a
„ „ *var. bipartita*	*	$\frac{15}{2}$	LUTZ 1917a
„ „ *var. subovata*	*	$\frac{15}{2}$	„ 1917a
„ „ *var. nanella lata*	*	$\frac{15}{2}$	„ 1917a
„ „ *var. exilis*	*	$\frac{15}{2}$	„ 1917a
„ „ *var. exundans*	*	$\frac{15}{2}$	„ 1917a[2])
„ „ *var. aberrans* (?)	*	$\frac{15}{2}$	„ 1916[3])

[1]) Über die scheinbare „Variabilität“ der Chromosomenzahl vgl. oben S. 525.

[2]) Miß LUTZ hat hier auch noch einige andere (im ganzen 12) Typen mit 15 diploiden Chromosomen beschrieben, denen noch keine Namen beigelegt sind.

[3]) Es handelte sich hier um 14 Chromosomen von normaler Größe und ein viel kleineres, das wohl „im Abbau“ begriffen war.

Oenothera Lamarckiana var. pallescens	* $\frac{15}{2}$	VAN OVEREEM 1921
„ „ *var. Lactuca*	* $\frac{15}{2}$	„ 1921
„ „ *var. cana*	* $\frac{15}{2}$	„ 1921
„ „ *var. liquida*	* $\frac{15}{2}$	„ 1921
„ „ *var. vixifolia*	* $\frac{15}{2}$	„ 1921
„ „ *var. erythrina*	* $\frac{15}{2}$	„ 1921
„ „ *var. de Vriesii*	* $\frac{15}{2}$	„ 1921
„ „ *var. latescens*	* $\frac{16}{2}$	GATES 1915a, b
„ „ *var.* (unbenannt, 2 Formen)	* $\frac{16}{2}$	LUTZ 1917a
„ „ *var. semigigas*	* $\frac{21}{2}$	GEERTS 1911, STOMPS 1912a, LUTZ 1912, GATES 1915a[1])
„ „ *var. blandina gigantea*	* $\frac{24}{2}$	VAN OVEREEM 1921
„ „ *var. blanda gigantea*	* $\frac{25}{2}$	„ 1921
„ „ *var. gigas* („schmalblättrig")	* $\frac{27}{2}$	GATES 1915a
„ „ *var. gigas*	14	LUTZ 1907, GATES 1908a, b, 1909b, 1911b, 1913a, b, DAVIS 1911, GATES und N. THOMAS 1914 usw.
„ „ *var. gigas nanella*	* 14	DE VRIES 1915b[2])

Die Bastarde zwischen *Oenothera Lamarckiana typ.* und *O. Lam. var. gigas* sowie zwischen *O. Lam. lata* und *gigas* haben in den Keimzellen von F_1 sowie in allen Zellen von F_2, F_3 usw. wechselnde Chromosomenzahlen. Einige sind als besondere Typen oben beschrieben. Die diploiden Zahlen variieren zwischen 14 und 28 (vgl. besonders GATES 1909c, LUTZ 1909, 1912, GATES u. N. THOMAS 1914, VAN OVEREEM 1921. S. 87). Dagegen variieren die Chromosomenzahlen infolge der Kreuzung von *O. biennis* × *O. biennis var. semigigas* anscheinend nicht zwischen 14 und 21, sondern nur zwischen 14 und 16!

Oenothera blandina	* 7	BOEDIJN 1920
„ *simplex*	* 7	„ 1920

[1]) Diese Rasse hatte wohl auch GATES (1907a, 1908a) vor sich, als er reine *Lamarckiana* zu untersuchen glaubte.

[2]) Eigentliche Chromosomenzählungen liegen hier zwar nicht vor, es muß aber aus den Experimenten gefolgert werden, daß die Chromosomenzahl sich von *var. gigas* nicht unterscheidet.

Oenothera simplex var. nanella	* 7	BOEDIJN 1920
" " *var. linearis*	* 7	" 1920
" " *var. deserens*	* 7	" 1920
" " *var. lata*	* $\frac{15}{2}$	" 1920
" " *var. semigigas*	* $\frac{21}{2}$	" 1920
" " *var. nanella duplex*	* 14	" 1920
" *secunda*	* 7	" 1920
" " *var. lata*	* $\frac{15}{2}$	" 1920
" *blandina* × *simplex var. semigigas*[1]	* $\frac{21}{2}$	" 1920
" *grandiflora*	7	DAVIS 1909
" " *var.*	* $\frac{15}{2}$	VAN OVEREEM 1921
" " *var. gigas nanella*	* $\frac{27}{2}$	" 1921
" " *var. gigas*	14	DE VRIES 1918a
" *suaveolens*	7	" 1918b
" " *var. lata*	* $\frac{15}{2}$	" 1918b
" " *var. jaculatrix*	* $\frac{15}{2}$	" 1918b
" *longiflora*	7	BEER 1905
" *muricata (= syrticola)*	* 7	STOMPS 1912a, RENNER 1914
" *cruciata Nutt (= atrovirens)*	* 7	STOMPS 1912a, 1916
" " *var. gigas*	* 14	" 1916
" *Millersii*	* 7	" 1912a
" *stenomeres*	* 7	BARTLETT 1915a, b
" " *var. gigas*	* 14	" 1915a, b
" *pratincola*	* 7	" 1915b
" " *var. gigas*	* 14	" 1915b
" *nutans*	7	M. ISHIKAWA 1918
" *pycnocarpa*	7	" 1918
" *biennis* × *Lamarckiana*	* 7	RENNER 1914
" " × *muricata*	* 7	" 1914
" *Lamarckiana* × *biennis*	* 7	" 1914
" *biennis semigigas* × *Lamarckiana* (2 Typen)	* $\frac{15}{2}$	VAN OVEREEM 1921
" *biennis semigigas* × *Lamarckiana gigas* = *var. Clarkiae*	* $\frac{23}{2}$	" 1921
" *biennis semigigas* × *Lamarckiana gigas* = Typ.	* $\frac{36}{2}$ (!)[2]	" 1921

[1]) DE VRIES glaubt, daß aus der Vereinigung von *O. blandina* × *simplex* *Oenothera Lamarckiana* entstanden sei (vgl. unten Kap. 9d).

[2]) Es muß wohl hier eine „tetraploide" Zelle mit einer haploiden zusammengekommen sein.

Oenothera grandiflora var. lorea × *Lamarckiana*	* 12	DE VRIES 1918a
„ *Lamarckiana* × *cruciata*	* $\frac{21}{2}$ [1])	GATES 1915b
„ „ × *muricata*	* $\frac{21}{2}$ [1])	„ 1915b
„ „ × *Millersii*	* $\frac{21}{2}$ [1])	„ 1915b
„ „ × *atrovirens semigigas* zwischen	* $\frac{24-28}{2}$	STOMPS 1916[2])
„ *Lamarckiana* × *syrticola semigigas*	* $\frac{24}{2}$	„ 1916
„ *Lamarckiana* × *Millersii*	* $\frac{23}{2}$	„ 1916
Fuchsia speciosa	14[3])	MACAVOY 1912
Lopezia coronata	11	TÄCKHOLM 1914
Halorrhagaceae		
Gunnera chilensis	ca. 12	MODILEWSKI 1908b, WINGE 1917
„ *macrophylla*	ca. 12	SAMUELS 1912
Hippuridaceae		
Hippuris vulgaris	16	JUEL 1911, WINGE 1917
Cynomoriaceae		
Cynomorium coccineum	12	JUEL 1903b[4])
Umbelliferae		
Anthriscus silvester	8	PETERSEN 1914, WINGE 1917
Aegopodium Podagraria	ca. 20	„ 1917
Cornaceae		
Cornus candidissima	8—9	„ 1917
„ *glabrata*	11—12	„ 1917
Aucuba japonica	18	PALM u. RUTGERS 1917[5])
Diapensiaceae		
Diapensia lapponica	6	SAMUELSSON 1913
Pirolaceae		
Pirola chlorantha	16	„ 1913
„ *rotundifolia*	16	„ 1913
„ *uniflora*	16	„ 1913
„ *media*	16[6])	„ 1913

[1]) Diese Rassen traten neben den normalen mit 14 diploiden Chromosomen auf.

[2]) Es wurden von den vorhandenen Typen nur ein oder wenige Individuen untersucht. Jedenfalls werden die verschiedensten Chromosomenzahlen auftreten.

[3]) Bei den von BEER (1921) studierten Fuchsien können, nach den Figuren zu urteilen, mehr Chromosomen vorkommen. Genauere Angaben werden nicht gemacht.

[4]) BACCARINI (1908) hatte diploid ca. 20 bestimmt.

[5]) Die Angabe von SAKAMURA (1916, mitgeteilt von M. ISHIKAWA 1916), daß ca. 47 diploide Chromosomen vorhanden seien, ist demnach wohl zu hoch.

[6]) Vielleicht war hier die Chromosomenzahl etwas höher.

Epacridaceae		
Epacris impressa	13	SAMUELSSON 1913
Myrsinaceae		
Ardisia crispa	23	DAHLGREN 1916
Primulaceae		
Primula floribunda	9	DIGBY 1912, DAHLGREN 1916
„ *verticillata*	9	DIGBY 1912
„ *floribunda* × *verticillata* = *Kewensis*, steril	9[1]	„ 1912
= „ , fertil	18	DIGBY 1912, PELLEW u. DURHAM 1915, DAHLGREN 1916
„ *Kewensis* „*farinosa*“	* 18	DIGBY 1912
„ *Kewensis* × *floribunda*	9[2]	„ 1912
„ *floribunda isabellina* × *Kewensis*	9[2]	„ 1912
„ *floribunda* × *verticillata* = *floribunda*	9[2]	„ 1912
„ *verticillata* × *floribunda* = *verticillata*	9[2][3]	„ 1912
„ *officinalis*	11	DAHLGREN 1916
„ *sinensis*	12	GREGORY 1909
„ „ *var. gigas (pseudogigas?)*	12	„ 1909
„ „ *var. gigas*	24	„ 1914
Androsace septentrionalis	10	DAHLGREN 1916
Lysimachia thyrsiflora	ca. 20	„ 1916
Plumbaginaceae		
Plumbago capensis	7	„ 1916
Ebenaceae		
Diospyros Kaki	(27)—28	YASUI 1915
„ *virginiana*	> 30	HAGUE 1911
Oleaceae		
Syringa chinensis (= rothomagensis)	ca. 16	TISCHLER 1921[4]

[1]) A. ERNST glaubt (1918, S. 334) an eine „induzierte Apogamie“ und meint, daß die reduzierte Zahl nur bei den Pollenkörnern auftreten wird.

[2]) s. a. die Bemerkungen von PELLEW u. DURHAM 1915, DAHLGREN 1916, S. 11 und A. ERNST 1918; bei der rein mütterlichen Vererbung ist es fraglich, ob hier wirklich Kreuzungen vorliegen.

[3]) In einem Referat über einen Vortrag von A. ERNST (1921) finden sich auch für *Primula auricula* und *hirsuta* 18 diploide (resp. 9 haploide) Chromosomen angegeben und für „*Primula hortensis*“ Zahlen zwischen 18 und 27 als diploide. Das Autorreferat läßt diese Zahlen indes weg. Auf Anfrage von mir hatte Kollege ERNST die Freundlichkeit mir mitzuteilen, daß er zuvor noch feststellen möchte, „ob die Veränderlichkeit der Chromosomenzahl evtl. schon bei einer der beiden natürlichen Arten vorhanden ist“. Daher bittet er, die oben angegebenen Zahlen noch nicht als definitiv gesichert ansehen zu wollen.

[4]) Ich habe früher (1908) keine Chromosomenzahl angegeben. Bei erneuter Durchsicht meiner alten Präparate glaube ich aber mit ziemlicher Sicherheit zu obiger Zahl zu kommen. Ein paar Male sah ich allerdings mehr als 16 Chromosomen. Aber da handelte es sich wohl stets um einige ungepaarte, und ebenso möchte ich die entsprechenden Bilder bei JUEL (1900b) deuten. Zirka bei einem Dutzend Zählungen kam ich auf die Zahlen 15—17; hörten wir doch oben (S. 431), daß mein Material im großen und ganzen regelmäßigere Teilungen aufwies als das des schwedischen Forschers.

Gentianaceae		
Gentiana lutea	21	STOLT 1921[1])
„ *procera*	ca. 40	DENNISTON 1913
Asclepiadaceae		
Asclepias Sullivantii	ca. 5	FRYE 1902
„ *tuberosa*	5	„ 1901[2])
„ *verticillata*	ca. 8	„ 1902
„ *cornuti*	12[3])	W. C. STEVENS 1898b, GAGER 1902
Convolvulaceae		
Pharbitis Nil	12—14	OHGA 1916 (mitg. von M. ISHIKAWA 1916)
Polemoniaceae		
Cobaea scandens	ca. 12	LAWSON 1898
Gilia millefoliata	16	SCHNARF 1921a
Hydrophyllaceae		
Hydrophyllum canadense	9	H. WINKLER 1921[4])
Borraginaceae		
Myosotis micrantha	18—20	WINGE 1917
„ *versicolor*	ca. 30	„ 1917
Verbenaceae		
Verbena angustifolia	4	KANDA 1920
„ *stricta*	6	„ 1920
„ *hastata*	6	„ 1920
Labiatae		
Coleus Rehneltianus	* 6—8	HABERLANDT 1919
Solanaceae		
Hyoscyamus albus	* ca. 18	BONNET 1912b
Solanum Lycopersicum	12	H. WINKLER 1910a, 1916, EAST 1915
„ „ *var. gigas*	24	H. WINKLER 1916
„ *muricatum*	14—16	NANNETTI 1912
„ *tuberosum*	* ca. 18	NEMEC 1899d[5])
„ *nigrum*	36	H. WINKLER 1910a, 1916, 1921
„ „ *var. gigas*	72[6])	„ 1916, 1921

[1]) „Auch bei ein paar anderen Arten" zählte STOLT ungefähr 20 haploide Chromosomen.

[2]) Nach Fig. 9 seiner Arbeit zu urteilen, haben aber die vegetativen Zellen mehr als 10 Chromosomen, so daß vielleicht 5 als Haploidzahl zu niedrig ist.

[3]) STRASBURGER (1901b) hatte ca. 10 gezählt.

[4]) Herr Kollege H. WINKLER-Hamburg hatte die große Freundlichkeit, mir diese von ihm bestimmte, bisher noch nicht publicierte Chromosomenzahl mitzuteilen.

[5]) MARTINS MANO (1904) zählte nur 34 diploide (resp. 17 haploide) Chromosomen.

[6]) Auf S. 452 habe ich aus Versehen angegeben, daß Sexualzellen mit 18 und 36, anstatt richtig mit 36 und 72 Chromosomen, bei der Kreuzung *Solanum nigrum* und *nigrum var. gigas* zusammentreten. Die F_1-Individuen haben also diploid 108 Chromosomen. Durch die Reduktionsteilung verringert sich ihre Summe auf 54, in den folgenden Generationen durch die geschilderten Ausmerzungen während des vegetativen Lebens schließlich auf 36. Diese Zahl gilt somit für die „Gamo"- nicht wie ich oben angab, für die „Zygophase" (H. WINKLER 1920). Ich bitte, den hervorgehobenen Fehler entsprechend zu korrigieren.

Solanum Darwinianum[1])	24	H. WINKLER 1910b
Datura Stramonium	12	BOENICKE 1911a, O'NEAL 1920, BLAKESLEE, BELLING und FARNHAM 1920
„ „ *var. Tatula*	12	BOENICKE 1911a, BLAKESLEE, BELLING u. FARNHAM 1920
„ „ *var. „Globe"* *	$\frac{25}{2}$	BLAKESLEE, BELLING und FARNHAM 1920
„ „ *var. „Poinsettia"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Cocklebur"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Ilex"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Mutilated"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Sugar loaf"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Rolled"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Reduced"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Buckling"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Glossy"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Microcarpic"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Spinach"* *	$\frac{25}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. „Hero"* *	$\frac{36}{2}$	„ „ 1920
„ „ *var. gigas*	24	„ „ 1920
Nicotiana Tabacum	24	WHITE 1913
Scrophulariaceae		
Verbascum montanum	16	SCHMID 1906
„ *Blattaria*	16	PERINO 1915 (mitg. von TISCHLER 1915b)
„ *pulverulentum*	16	PERINO 1915 (mitg. von TISCHLER 1915b)
„ *phlomoides*	16	PERINO 1915 (mitg. von TISCHLER 1915b)
„ *phoeniceum*	16	PERINO 1915 (mitg. von TISCHLER 1915b)
Digitalis purpurea	24	HAASE-BESSELL 1916, 1921

[1]) Vgl. darüber die Diskussion in Kap. 9b.

Digitalis micrantha	24	HAASE-BESSELL 1921
„ *lanata*	24	„ 1921
„ *ambigua*	24	„ 1921
„ *lutea*	48	„ 1916, 1921
„ *lutea* × *micrantha*	36 [1])	„ 1921
„ „ × *lanata* (u. recipr.)	* $\frac{72}{2}$ [1])	„ 1921
„ „ × *purpurea*	* $\frac{72}{2}$ [1])	„ 1916
Antirrhinum maius	8 [2])	TISCHLER 1920, 1921
„ *hispanicum*	8	„ 1920
„ *spec. (Cordoba)*	8	„ 1920
„ *latifolium*	8	„ 1921
Bignoniaceae		
Bignonia venusta	ca. 25	DUGGAR 1899
Lentibulariaceae		
Pinguicula spec.	* 25	ROSENBERG 1909c
Plantaginaceae		
Plantago lanceolata	* 6	NĚMEC 1910a
„ *psyllium*	6	EKSTRAND 1918
„ *maritima*	* 6	„ 1918
„ *cynops*	* 6	„ 1918
„ *maior*	6	„ 1918
„ „ *var. asiatica*	ca. 12	MIYAJI 1916 (mitg. von M. ISHIKAWA 1916)
„ „ *fr. contracta*	* ca. 12	MIYAJI 1916 (mitg. von M. ISHIKAWA 1916)
„ *depressa*	12	EKSTRAND 1918

[1]) Vgl. dazu die Ausführungen auf S. 445—446.

[2]) Ich habe (1920, S. 21) angegeben, daß ich an BAURschem Material, das in JUELscher Fixierungsflüssigkeit fixiert war, die 8-Zahl m. E. mit Sicherheit festzustellen glaubte. Auch neues Material, das Herr Kollege BAUR mir nach FLEMMING-Fixierung freundlicherweise zusandte, ließ mich wieder 8 haploide Chromosomen zählen. Am günstigsten waren hierfür die Interkinesen, während in den Meta- und Anaphasen die Chromosomen meist zu sehr verklumpt waren. Wo die Bilder klarer waren, sah ich indes auch hier die gleiche Zahl. Die Diakinese war etwas ungünstiger für die Zählungen, da die Kerne hier oft angeschnitten und auf 2 Schnitte verteilt waren. Für vegetative Mitosen erwiesen sich die jungen Petalen (z. Zt., in der das ♂ Archespor sich herausdifferenzierte) besonders geeignet. Ich fand da entsprechend 16 diploide Chromosomen.

Frau BRESLAWETZ (1916) hatte für verschiedene *Antirrhinum*-Arten (*A. maius, latifolium, tortuosum*) 18 diploide (also 9 haploide) Chromosomen in der Mehrzahl der Fälle gezählt. Die genauen (auch am Studium von Knospen gewonnenen) Zahlen waren:

	14	16	17	18 dipl. Chrom.
für *Antirrhinum maius*	1	2	5	13 mal
„ „ *latifolium*	—	4	7	9 „
„ „ *tortuosum*	1	2	2	11 „

Da Frau BRESLAWETZ keine meiotischen Teilungen untersucht hat, möchte ich an teilweisen Zerfall der somatischen Chromosomen in die Chromomeren (s. oben S. 524ff.) glauben.

BAUR (1911, S. 180) hatte früher übrigens 12—15 haploide Chromosomen angegeben, was sicherlich zu hoch ist.

Rubiaceae		
Houstonia coerulea	16	N. E. Stevens 1912b
Coffea arabica	8	v. Faber 1912a
„ *liberica*	8	„ 1912a
Crucianella macrostachya	10[1])	Lloyd 1902
„ *gilanica*	10[1])	„ 1902
Asperula montana	12	„ 1902
Caprifoliaceae		
Sambucus nigra	18	Lagerberg 1909, Boenicke 1911a
„ „ *var. aurea*	18	Winge 1917
„ „ *var. litoralis*	18	„ 1917
„ *racemosa*	18	Lagerberg 1909
Adoxaceae		
Adoxa moschatellina	18	„ 1909
Valerianaceae		
Patrinia rupestris	11	Asplund 1920
Valeriana montana	16	„ 1920
„ *phu*	24	„ 1920
„ *officinalis*	32	„ 1920
Centranthus macrosiphon	16	„ 1920
Dipsacaceae		
Scabiosa japonica	8	Tahara 1915a[2])
Cucurbitaceae		
Bryonia alba	10	Boenicke 1911a
„ *dioica*	12	Strasburger 1909a[3])
„ *alba × dioica*	12	Tischler 1906b
Cucurbita Pepo	* 12	Lundegårdh 1914b
Micrampelis lobata	16	Kirkwood 1907
Campanulaceae		
Campanula grandis	8	J. B. Overton 1905
„ *Rapunculus*	10	Armand 1912
„ *rotundifolia*	20	„ 1912
Specularia speculum	8	„ 1912
Phyteuma spicatum	18	„ 1912
Lobelia Erinus	8	„ 1912
„ *urens*	8	„ 1912
„ *Dortmanna*	8	„ 1912
Calyceraceae		
Acicarpha tribuloides	ca. 8	Dahlgren 1915b
Compositae		
Ageratum conyzoides	10	M. Ishikawa 1911b. 1916

---

[1]) Lloyd glaubte noch an die Inkonstanz der Chromosomenzahl, da die Zählungen zwischen 8—11 Chromosomen zu wechseln schienen.

[2]) Die Arbeit ist japanisch, vgl. M. Ishikawa 1916.

[3]) Während Strasburger (1909a, S. 34) von 12 haploiden Chromosomen sprach, schrieb er (1910c, S. 468) nur von 10 Chromosomen. Auf eine Anfrage von mir, welche Zahl gelten solle, betonte er ausdrücklich, daß die Zahl 10 auf einem Schreibfehler beruhe.

Eupatorium cannabinum	10	Holmgren 1919
„ *ianthinum*	10	„ 1919
„ *ageratoides*	17	„ 1919
„ *Purpusi*	17	„ 1919
„ *petiolatum*	ca. 17	„ 1919
„ *glandulosum*	$\frac{51}{2}$[1]	„ 1916
Bellis perennis	9	M. Ishikawa 1911b, Winge 1917
Erigeron politus	9	Holmgren 1919
„ *glabellus*	9	Holmgren 1919, Carano 1921
„ *eriocephalus*	9	Holmgren 1919
„ *dubius*	9	Tahara 1921
„ „ *var. glabrata*	9	Tahara 1916 (mitgeteilt von M. Ishikawa 1916)
„ *macranthus*	13	Holmgren 1919
„ *annuus*	13	Tahara 1915d, 1921
„ *cfr. annuus*	13—14	Holmgren 1919
„ *Karwinskianus*	16—17	Carano 1921
„ *unalaschkensis*	18	Holmgren 1919
„ *linifolius*	26 (viell. 27)	Holmgren 1919, Tahara 1921
„ *bonariensis*	27	Holmgren 1919
Antennaria dioica	ca. 12—14	Juel 1900a
„ „	wohl 13	Holmgren 1919
„ *alpina*	* (24)—26	Juel 1900a
Silphium integrifolium	8	Merrell 1900, Land 1900
„ *laciniatum*	* 8	Land 1900
„ *terebinthinaceum*	* 8	„ 1900
Xanthium strumarium	18	M. Ishikawa 1916
Wedelia prostrata	15	„ 1916
Zinnia elegans	12	„ 1911b, 1916
Helianthus annuus	* 17[2]	Tahara 1915b
Dahlia coronata	16	M. Ishikawa 1911a
„ *variabilis*	32	„ 1911a
„ *gracilis* (?)	32	„ 1911a
„ *Juarezii*	32	„ 1911a
Anthemis tinctoria	9	Lundegårdh 1909, Holmgren 1915
Achillea Millefolium	ca. 24	Lundegårdh 1909
Matricaria Chamomilla	9	Lundegårdh 1909, Beer 1912
„ *ambigua*	9	Tahara 1916 (mitgeteilt von M. Ishikawa 1916), 1921
Tanacetum vulgare	9	Rosenberg 1905
Chrysanthemum carinatum	9	Tahara 1915a, 1921
„ *cinerariifolium*	9	„ 1921
„ *coronarium*	9	„ 1915a, 1921
„ *japonicum*	9	„ 1915a, 1921

[1]) Es findet in Wirklichkeit keine Reduktion statt (s. oben S. 447). Die haploide Zahl ist also nur rechnerisch gewonnen.

[2]) Boenicke (1911a) hatte ca. 16 gezählt.

Chrysanthemum lavandulaefolium	9	Tahara 1915a, 1921
„ *nipponicum*	9	„ 1915a, 1921
„ *Marschallii*	9	„ 1915a
„ *roseum*	9	Tahara 1916 (mitgeteilt von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *myconis*	9	Tahara 1916 (mitgeteilt von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *lineale*	9	Tahara 1916 (mitgeteilt von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *segetum*	9	Tahara 1915a, 1921 (mitg. von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *Leucanthemum*	18	Tahara 1915a, 1921
„ *indicum*	18[1]	Tahara 1916 (mitg. von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *morifolium var. genuina fr. japonica*	27	Tahara 1915a, 1921
„ *hakusanense*	27	Tahara 1916 (mitg. von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *„hybridum" Hort. japon.*	27	Tahara 1921
„ *Decaisneanum*	36	Tahara 1915a, 1921
„ *arcticum*	45	„ 1915a, 1921
„ *marginatum*	45	Tahara 1916 (mitg. von M. Ishikawa 1916), 1921
„ *hybridum („Shasta Daisy")*	wohl $45 + \frac{40}{2}$	Tahara 1921
Centipeda orbicularis	10	M. Ishikawa 1911b, 1916
Senecio sagittatus	5	„ 1916
„ *nikoensis*	10	„ 1916
„ *vulgaris*	19[2]	„ 1916
Ligularia tussilaginea	30	Miyaji 1913 (mitg. von M. Ishikawa 1916)
„ *var. crispata*	30—31	Miyaji 1913 (mitg. von M. Ishikawa 1916)
„ *japonica*	* 30	Miyaji 1916 (mitg. von M. Ishikawa 1916)
Calendula officinalis	14	Lundegårdh 1909
„ *spec.*	16	Rosenberg 1904b
Saussurea affinis	18	M. Ishikawa 1911b, 1916
Lampsana humilis	8	„ 1916
„ *apogonoides*	22	„ 1911b, 1916
Picris hieracioides	5	„ 1911b, 1916
Crepis virens (= capillaris)	3	Rosenberg 1909a, 1918[3]), Beer 1912, Digby 1914

---

[1]) Nach der sehr klaren Fig. 28 auf Taf. VII hat Miß Dale (1906) auch bei *Crysanthemum Broussonetii* 36 diploide (= 18 haploide) Chromosomen gesehen.

[2]) Small (1919) zählte nur 5 Chromosomen. Sollte es sich etwa um verschiedene Arten handeln?

[3]) Über die Frage der Trabantenchromosomen siehe oben S. 526.

Crepis virens var. agrestis	3	DAHLGREN 1920
„ *polymorpha var. stricta*	3	ROSENBERG 1918
„ *Reuteriana*	3 [1]	„ 1918
„ „ *var. gigas*	* 6	„ 1920
„ *dichotoma*	3	„ 1918
„ *tectorum*	4	JUEL 1905
„ *virens × tectorum*	* 7	BABCOCK u. COLLINS 1920
„ *taraxacifolia*	4	DIGBY 1914
„ *foetida*	4	ROSENBERG 1918
„ *pulchra*	4	„ 1918
„ *agrestis*	4	„ 1918
„ *parviflora*	4	„ 1918
„ *neglecta*	4	„ 1918
„ *nicaeensis*	4	„ 1918
„ *amplexicaule*	* 4	„ 1920
„ *blattarioides*	* 4	„ 1920
„ *multicaulis*	5	„ 1918
„ *rigida*	5	„ 1918
„ *rubra*	5	„ 1918
„ *alpina*	* 5	„ 1920
„ *japonica*	8	TAHARA 1910a
„ *barbata*	9	ROSENBERG 1918
„ *biennis*	21	„ 1920
„ *Jacquini*	* 21	„ 1920
Hieracium venosum	7 [2]	„ 1907a
„ *umbellatum*	9	JUEL 1905
„ „ *var. linearifolium*	* $\frac{27}{2}$	ROSENBERG 1917
„ *auricula*	9 [3]	„ 1907a, 1917
„ *boreale*	* $\frac{27}{2}$ [4]	„ 1917
„ *laevigatum*	* $\frac{27}{2}$ [4]	„ 1917
„ *lacerum*	* $\frac{27}{2}$ [4]	„ 1917
„ *pseudoillyricum*	* $\frac{27}{2}$ [4]	„ 1917
„ *Pilosella*	18	„ 1917
„ *aurantiacum*	ca. 18 [5]	„ 1917

[1]) Doch kamen infolge Unregelmäßigkeiten bei der heterotypen Teilung auch die Zahlen von 2—5 vor.

[2]) Seltener sollen auch Kerne mit 7 und 9 Chromosomen vorkommen.

[3]) Die Angabe von 1907a, daß auch Kerne mit 7 und 8 Chromosomen vorhanden sind, wird 1917 ausdrücklich zurückgenommen.

[4]) Die Reduktionsteilung und damit die Herstellung der haploiden Zahl wird nicht mehr normal durchgeführt (vgl. oben S. 448ff.).

[5]) Tatsächlich wechselt die Zahl zwischen 14 und 22 Chromosomen. Die Gameten erhalten durch das Nebeneinander von Gemini und univalenten Chromosomen scheinbar sehr variable Zahlen.

Art	Chromosomenzahl	Autor
Hieracium excellens	18+x[1]	Rosenberg 1917
„ *flagellare*	21	„ 1906b, 1907a
„ *auricula* × *aurantiacum*	$\frac{9+18}{2}$[2]	„ 1917
„ *excellens* × *aurantiacum*	18+x[1]	„ 1917
„ *Pilosella* × *aurantiacum*	18+x[1]	„ 1917
„ *excellens* × *Pilosella*	18+x[1]	„ 1917
„ „*auricula*“ (Rasse aus *Lyon*)	$\frac{9+18}{2}$	„ 1917
Taraxacum confertum	8	Rosenberg 1909b
„ *platycarpum*	8	Osawa 1913a
„ „*officinale*“	ca. 13	Juel 1905
„ *erythrospermum* *	13—15[3]	Stork 1920
„ *albidum* *	18—20[3]	Osawa 1913a
Chondrilla juncea	7—8[4]	Rosenberg 1912
Lactuca lanceolata	5	M. Ishikawa 1916
„ *var. platyphylla*[5]	5	Tahara u. M. Ishikawa 1911
„ *denticulata*	5	M. Ishikawa 1916
„ *keiskeana*	5	Miyaji 1913 (mitg. u. bestät. von M. Ishikawa 1916)
„ *tamagawensis*	7—8	„ 1916
„ *stolonifera*	8	„ 1911b, 1916
„ *laciniata*	9	„ 1916
„ *villosa*	9	„ 1916
„ *sativa*	9	Gates 1920, Gates und Rees 1921
„ *muralis*	9	Gates und Rees 1921
„ *Scariola*	9	„ „ 1921
„ *Thunbergiana*	11—12	M. Ishikawa 1911b, 1916
„ *debilis*	24	„ 1916
Sonchus oleraceus	16	„ 1911b, 1916
Tragopogon pratensis	7[6]	„ 1916

Monocotyledoneae.

Potamogetonaceae

Art	Chromosomenzahl	Autor
Zostera marina	6	Rosenberg 1901a
Potamogeton foliosus	7(—8)	Wiegand 1899
Ruppia maritima (= rostellata)	8	Murbeck 1902b, Graves 1908

---

[1]) Neben den 18 Gemini (nicht 17, wie Verf. 1907a glaubte) sind stets noch wechselnde ungepaarte Chromosomen vorhanden (vgl. oben S. 438).

[2]) Auch hier kann die Zahl variieren, da sie ja bereits bei dem *aurantiacum*- resp. *excellens*-Elter schwankte.

[3]) Eine Reduktionsteilung wird tatsächlich oft nicht durchgeführt (vgl. oben S. 448).

[4]) Hier findet sich niemals eine Reduktionsteilung ein, s. oben S. 447.

[5]) Nicht *Crepis lanceolata*, wie es 1911 heißt.

[6]) Beer (1912) hatte nur 6 Chromosomen gezählt.

Najadaceae		
Najas marina (= maior)	6[1]	GUIGNARD 1899b, c, 1901b
„ *flexilis*	ca. 8—12	CAMPBELL 1897
Aponogetonaceae		
Aponogeton distachyus	8	SERGUÉEFF 1907[2]
„ „	ca. 16	SUESSENGUTH 1920[2]

Alismataceae

Die von LIEHR (1916) angegebenen diploiden Zahlen 12 für *Alisma Plantago* und 16 für *Sagittaria sagittifolia* sind m. E. noch nicht gesichert, da Verf. im allgemeinen zu wenig Chromosomen zählte. Ich möchte sie daher noch nicht in unsere Liste setzen.

Butomaceae		
Butomus umbellatus	11—12[3]	HOLMGREN 1913
Hydrocleis nymphaeoides	12	SUESSENGUTH 1920, 1921
Hydrocharitaceae		
Helodea canadensis	ca. 12	WYLIE 1904
Triuridaceae		
Sciaphila spec. (nahestehend *Sc. Andajensis*)	ca. 12	WIRZ 1910
Sciaphila japonica	24	OHGA 1916 (mitgeteilt von M. ISHIKAWA 1916)
Gramineae		
Zea Mays var. tunicata	10	KUWADA 1915, 1919
„ *var. „Red starch corn“*	9—10	„ 1911
„ *var. „Yellow starch corn“*	10	„ 1911
„ *var. „Golden broach field corn“*	10	„ 1911
„ *var. „White flint“*	10	„ 1911
„ *var. „Chinese corn“*	10	„ 1915
„ *var. „Amber rice pop corn“*	10(—11)	„ 1915, 1919
„ *var. „Black starch“*	(7—)10	„ 1915, 1919
„ *var. „Sugar corn“*	(9—11), 12, (13—14)	„ 1915, 1919[4]
„ *var. „Black Mexican“*	12	„ 1915, 1919[5][6]
„ *var. „Early eight sugar corn“*	(9—)12	„ 1911
„ *var. „Red sugar corn“*	9—12	„ 1911
„ *var. „Amber rice pop corn“ × „Black Mexican“*	10	„ 1915, 1919

[1]) Über die von CL. MÜLLER (1912) und TSCHERNOYAROW (1914) in den vegetativen Zellen beobachteten „Trabantenchromosomen“, welche die diploide Zahl auf 14 zu erhöhen scheinen, siehe oben S. 526 und Kap. 9c.

[2]) Es wird zu untersuchen sein, ob wirklich zwei verschiedenartige Rassen vorhanden sind.

[3]) LIEHR zählte diploid nur 16, haploid also nur 8 Chromosomen.

[4]) Mehrere Individuen zeigten somatisch immer nur 20 Chromosomen.

[5]) In verschiedenen Individuen wurden somatisch 20, 21, 22, 23 und 24 Chromosomen gezählt.

[6]) Wahrscheinlich handelt es sich bei den „überzähligen“ Chromosomen um Trennung in Chromomeren (KUWADA 1919, S. 14).

Zea Mays var. „Amber rice pop corn“ × „Sugar corn“	(9—11), 12, (13—14)	KUWADA 1915, 1919[1])
„ *var. „Sugar corn“ × „Black starch“*	10(—11)	„ 1915, 1919[1])
„ (eine proterogyne Rasse)	10	„ 1919
„ „chinesischer Mais“	10	„ 1919

KUWADA ist geneigt, 12 als die ursprüngliche Chromosomenzahl von *Zea Mays* anzusehen und die Rassen mit weniger Chromosomen, also die des „Stärkemais“, als abgeleitete aufzufassen. Einmal wurden bei der Rasse *„Amber rice pop corn“* auch 20 Gemini gesehen, die dann aber kleiner als die normalen Chromosomen waren.

Euchlaena mexicana	10	KUWADA 1915, 1919
„ „ *× Zea Mays*	10	„ 1915, 1919
Coix Lacryma-Jovis	* 10	„ 1915, 1919
Andropogon Sorghum	10	„ 1915, 1919
„ „ *var. obovata*	* 10	„ 1915, 1919
„ *Nardus var. Goeringii*	* 10	„ 1915, 1919
„ *Ischaemum*	* 34[2])	„ 1915, 1919
Saccharum officinarum	* 34[3])	„ 1915, 1919
„ *spontaneum*	* 34[4])	„ 1915, 1919
Oryza sativa	12	„ 1910
Phragmites communis	18	TISCHLER 1918d
„ „ *var. Pseudodonax*	18[5])	„ 1918d
Avena strigosa	7	KIHARA 1919b
„ *barbata*	7	„ 1921b
„ „ *(var.)*	14	„ 1919b
„ *fatua*	* 21	„ 1919b
„ *sativa*	* 21[6])	„ 1919b
„ *sterilis*	21	„ 1919b
„ *byzantina*	21	„ 1919b
„ *algeriensis*	21	„ 1919b
Secale cereale	7[7])	SAKAMURA 1918
Triticum monococcum	* 7	„ 1918
„ *dicoccum*	* 14	„ 1918
„ *turgidum*	* 14	„ 1918
„ *durum*	* 14	„ 1918
„ „ *var. hordeiforme „Kubanka“*	* 14	SAX 1918

---

[1]) Siehe Anm. 6 Seite 578.

[2]) Diploid lagen die meisten Chromosomenzahlen zwischen 64 und 70; selbst 76 wurden gelegentlich gefunden.

[3]) KUWADA sah daneben diploid auch 64 und 70 Chromosomen. FRANCK (1911) mit seinen 28 diploiden, 14 haploiden Chromosomen dürfte somit bei weitem zu niedrig gezählt haben.

[4]) Hier wurden ebenfalls diploid zwischen 64 und 70 Chromosomen gesehen.

[5]) Wir haben hier eine „pseudogigas“-Form vor uns (vgl. Kap. 9c).

[6]) Die Angabe von TANNERT (1905), daß nur 8 Chromosomen da seien, ist damit überholt.

[7]) NĚMEC (1910a, S. 111) und WESTGATE (mitgeteilt von EAST 1915, S. 480) hatten diploid nur 12, also haploid 6, NAKAO (1911) 8 Chromosomen gezählt.

Triticum polonicum	* 14	SAKAMURA 1918
„ *vulgare*	21[1])	„ 1918
„ *compactum*	* 21[1])	„ 1918
„ *Spelta*	* 21	„ 1918
„ *durum* × *vulgare*	* $\frac{35}{2}$	KIHARA 1919a
„ *turgidum* × *compactum*	* $\frac{35}{2}$	„ 1919a
„ *polonicum* × *Spelta*	* $\frac{35}{2}$	„ 1919a
„ *vulgare* × *Secale cereale*	$\frac{38}{2}$, $\frac{42}{2}$[2]) usw.	SAKAMURA 1917 (mitgeteilt von KIHARA 1919a)

In der F_2-, F_3, F_4-Generation konnten die Chromosomenzahlen sehr variieren. Selbst eine Steigerung auf 41 war möglich (s. besonders KIHARA 1921a).

Hordeum sativum var. distichum	7	NAKAO 1911
„ „ *var. vulgare*	7	V. UBISCH 1921
Cyperaceae		
Carex pilulifera	8	HEILBORN 1918
„ *ericetorum*	16	„ 1918
„ *digitata*	24 (25?)	„ 1918
„ *caryophyllea*	32	„ 1918
„ *flava*	32	„ 1918
„ *aquatilis*	ca. 37	STOUT 1913
„ *acuta*	ca. 52	JUEL 1900b
Palmae		
Phoenix dactylifera	* 14	NĚMEC 1910a
Chamaedorea Sartorii	6—7	SUESSENGUTH 1920
„ *corallina*	ca. 12—14	SÖDERBERG 1919
„ *glaucophylla*	13	SUESSENGUTH 1920
„ *Karwinskiana*	13	„ 1921
Araceae		
Anthurium violaceum var. leucocarpum	16	CAMPBELL 1905b
Symplocarpus foetidus	8	GOW 1907
Aglaonema versicolor[3])	8	„ 1908b
Dieffenbachia Daraquiniana	8	„ 1908b
Zantedeschia aethiopica (= *Richardia africana*)	16	J. B. OVERTON 1909a
	12	MICHELL 1916[4])

---

[1]) Nicht weniger als sechs Beobachter hatten hier nur 8 Chromosomen gezählt, nämlich E. OVERTON (1893a), GOLIŃSKI (1893), KÖRNICKE (1896), NAKAO (1911), BALLY (1912, 1919a) und DUDLEY (zit. bei EAST 1915, S. 485). Der sehr auffallende Widerspruch ist noch nicht aufgeklärt. — Ebenso sind die Angaben von BALLY (1912, 1919a) für *Triticum (Aegilops) ovatum* mit 16, *Trit. ventricosum* mit 6 und *Trit. dicoccoides* mit 8 Chromosomen jetzt aufs höchste unwahrscheinlich geworden. Soweit ich sehe, hatte allein SPILLMAN (1912) bei *Triticum* diploid mit „40 oder mehr Chromosomen" ungefähr die richtige Zahl gesehen.

[2]) NAKAO (1911) hatte nur etwas über 8 Chromosomen zu sehen geglaubt.

[3]) CAMPBELL (1912) erwähnt, daß dagegen bei *Aglaonema simplex* die Zahl der Chromosomen sehr groß wäre und daher nicht „satisfactorily" gezählt werden könne.

[4]) Eine von beiden Zählungen dürfte nur richtig sein.

Peltandra undulata	ca. 22	DUGGAR 1900
Xanthosoma spec.	16	GOW 1913
Arisaema japonicum	* 13	YAMAHAWA 1916 (mitgeteilt von M. ISHIKAWA 1916)
„ *triphyllum*	16	ATKINSON 1899
Xyridaceae		
Xyris indica	16	WEINZIEHER 1914
Bromeliaceae		
Tillandsia usneoides	16	BILLINGS 1904
Commelinaceae		
Tradescantia subaspera	12	STRASBURGER 1888
„ *virginica*	12	STRASBURGER 1904c, FARMER und SHOVE 1905[1]), MIYAKE 1905a, S. NAWASCHIN 1911[2])
„ *fluminensis*	12 (?)	TISCHLER 1921[3])
Zebrina pendula	12	HANCE 1915[4])
Rhoeo discolor	6	SUESSENGUTH 1920, 1921, TISCHLER 1921[5])
Pontederiaceae		
Eichhornia crassipes	16	W. R. SMITH 1898
Pontederia cordata	8	„ „ „ 1898
Philydraceae		
Philydrum lanuginosum	8	H. WINKLER 1921[6])
Liliaceae		
Heloniopsis breviscapa	* 17	MIYAJI 1916 (mitgeteilt von M. ISHIKAWA 1916)
Tricyrtis hirta	12—13[7])	M. ISHIKAWA 1916
Colchicum autumnale	(10)—12	HEIMANN-WINAWER 1919
Asphodeline lutea	7	SUESSENGUTH 1920
Bulbine annua	* 13	CL. MÜLLER 1912

---

[1]) Die Zahlen sollen von 12—16 variieren. Es handelt sich jedenfalls dabei um teilweisen Zerfall in Chromomeren.

[2]) Über die von S. NAWASCHIN beschriebenen „Diminutionen", die in manchen Kernen nur 11 Chromosomen auftreten lassen, s. weiter unten (Kap. 9c).

[3]) Nach einigem Zögern habe ich hier die Zahl auf 12 bestimmt. Doch fällt mir auf, daß die Kerngröße zur Zeit der Synapsis resp. Diakinese nur ungefähr so groß wie bei *Rhoeo* (mit 6 Chromosomen) und halb so groß wie bei *Tradescantia virginica* (mit 12 Chromosomen) ist. Ich wage noch nicht, mich für die 12-Zahl definitiv zu entscheiden, namentlich auch, weil manche Präparate mit der Interkinese mir eine größere Zahl als 12 Chromosomen vortäuschten. Hier allerdings dürfte wohl nur Zerfall in Chromomeren in Betracht kommen.

[4]) Die Zahl soll auch bis 16 variieren. Unzweifelhaft beruht das auf Zerfall in Chromomeren.

[5]) Ich habe das Material wie das für die übrigen *Commelinaceen* vor Jahren im Braunschweiger botanischen Garten in Flemming fixiert und in üblicher Weise weiter behandelt. Die Zählungen habe ich vorzugsweise während der Metaphase der ersten Reifungsteilung ausgeführt. Schon GALLAGHER (1908) sagte übrigens, die Chromosomenzahl liege zwischen 4 und 8.

[6]) Herr Kollege H. WINKLER-Hamburg hatte die große Freundlichkeit, mir diese von ihm bestimmte, bisher noch nicht publizierte Chromosomenzahl mitzuteilen.

[7]) IKEDA (1902, S. 44) hatte nur 6 Chromosomenpaare erschließen wollen. YAMAKAWA hat aber nach Mitteilung von M. ISHIKAWA (1916) die Zählung von 12 bis 13 Chromosomen bestätigt.

Chlorophytum Sternbergianum	12	STRASBURGER 1888[1])
Hosta ovata	24	SYKES 1908a
„ *Sieboldiana*	24	STRASBURGER 1882b, 1900a, 1905c, MIYAKE 1905a, SYKES 1908a
Hemerocallis fulva	12	STRASBURGER 1882b
Allium Moly	7	MIYAKE 1905a
„ *cernuum*	7—8	MOTTIER u. NOTHNAGEL 1913
„ *fistulosum*	8	STRASBURGER 1888, C. ISHIKAWA 1897
„ *Cepa*	8[2])	J. H. SCHAFFNER 1898, NĚMEC 1898c, MIYAKE 1905a, LUNDEGÅRDH 1912a, REED 1914
„ *victoriale*	8	MIYAKE 1905a
„ *ursinum*	8	GUIGNARD 1884, 1885a
„ *tricoccum*	8	NOTHNAGEL 1916
Brodiaea (= *Triteleia*) *spec.*	* 5—6	CL. MÜLLER 1912
Aloe Hanburyana	* 7	„ 1912
Lilium croceum	12	STRASBURGER 1882b, GUIGNARD 1891c
„ *candidum*	12	STRASBURGER 1882b, GUIGNARD 1884, 1891c
„ *Martagon*	12	GUIGNARD 1884, 1889d, 1891b, c, E. OVERTON 1891[3]), FARMER 1895b, c, FARMER und MOORE 1896, SARGANT 1896b, 1897, MIYAKE 1905a, S. NAWASCHIN 1909
„ *superbum*	12	GUIGNARD 1885a
„ *chalcedonicum*	12	GUIGNARD 1884, 1885a
„ *bulbiferum*	12	STRASBURGER 1888, 1893a
„ *philadelphicum*	12	J. H. SCHAFFNER 1897b
„ *tigrinum*	12	CHAMBERLAIN 1897b, J. H. SCHAFFNER 1897b, 1906
„ *longiflorum*	12[4])	YAMANOUCHI 1901
„ *canadense*	12	CH. E. ALLEN 1904, 1905a, c
„ *speciosum*	12	GRÉGOIRE 1912
„ (= *Cardiocrinum*) *cordatum*	12	TAKAMINE 1916
Fritillaria persica[5])	12	STRASBURGER 1882b

[1]) Einmal schienen nach STRASBURGER alle Kerne einer Anthere 14 Chromosomen zu haben (vgl. oben S. 526, Anm. 2).

[2]) BONNEVIE (1908a) glaubte an eine Diploidzahl von 24, MERRIMAN (1904) gar an eine solche von 30 und mehr. Über den Zerfall in Chromomeren gerade bei dieser Species s. schon oben S. 525.

[3]) In einem „unzweifelhaften" Fall zählte E. OVERTON nur 8, in zwei zweifelhaften 10 Chromosomen. Ob die Zählungen modernen Ansprüchen genügen würden, lasse ich dahingestellt sein.

[4]) DIXON (1895a) hatte hier zwar als Diploid-Zahl auch schon 24 gesehen, aber daneben doch auch viele andere: 18, 20, 22, ja am häufigsten 16. Entsprechend schienen ihm die Haploidzahlen zwischen 8 und 12 zu variieren.

[5]) Über die Trabanten-Chromosomen bei *Fritillaria tenella* und *Galtonia* (S. NAWASCHIN 1912) s. oben S. 526 und weiter unten Kap. 9c.

Fritillaria imperialis	12	STRASBURGER 1888, VAN WISSELINGH 1899
„ *Meleagris*	12	GUIGNARD 1891c, BELAJEFF 1894b
„ *pudica*	12	SAX 1918
Tulipa Celsiana	12	GUIGNARD 1891c, 1900a
„ *silvestris*	12	„ 1891c, 1900a
„ *Gesneriana*	12	A. ERNST 1901b, SCHNIEWIND-THIES 1901
Erythronium americanum	12	J. H. SCHAFFNER 1901
Albuca fastigiata (?)	* 27	CL. MÜLLER 1912
Galtonia candicans[1])	8	SCHNIEWIND-THIES 1901, STRASBURGER 1904c, 1905c, MIYAKE 1905a, DIGBY 1910, CL. MÜLLER 1912
Eucomis bicolor (?)	* 15—17	CL. MÜLLER 1912
Chionodoxa Luciliae	* 9	„ „ 1912
Hyacinthus Romanus	* 4	DE MOL 1921
„ *Webbianus*	* 4	„ 1921
„ *orientalis*	8	NĚMEC 1898d, HYDE 1909, CL. MÜLLER 1912
„ „ *var. albulus*	* 8	D. CARRUTHERS 1921, DE MOL 1921
„ „ *var. „Homerus“*	* 8	DE MOL 1921
„ „ *var. „Baron van Tuyll“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „l'Amie du Coeur“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Veronica“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Albion“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Prolifera monstrosa“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Uncle Tom“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Othello“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Maria Catharina“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Roi des Belges“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Général Pélissier“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Red star“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Flevo“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Gertrude“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Yellow Hammer“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Marchioness of Lorne“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Daylight“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „Flora“*	* 8	„ 1921
„ „ *var. „King Haakon“*	* 8	„ 1921

[1]) Vgl. Anm. 5 auf S. 582.

Hyacinthus orientalis var. *„Nimrod"*	* $\frac{19}{2}$	DE MOL 1921
„ „ var. *„Rosea maxima"*	* $\frac{20}{2}$	„ 1921
„ „ var. *„van Speyk"*	* $\frac{21}{2}$	„ 1921
„ „ var. *„L'ordre parfait"*	* $\frac{22}{2}$	„ 1921
„ „ var. *„City of Haarlem"*	* $\frac{23}{2}$	„ 1921
„ „ var. . . .	* 12	ROSEN 1896
„ „ var. *„Grand Maître"*	* 12	DE MOL 1921
„ „ var. *„Grand Maître gigantea"*	* 12	„ 1921
„ „ var. *„de Wet"*	* 12	„ 1921
„ „ var. *„King of the Blues"*	* 12	„ 1921
„ „ var. *„Gigantea"*	* 12	„ 1921
„ „ var. *„Queen of the pinks"*	* 12	„ 1921
„ „ var. *„Lady Derby"*	* 12	„ 1921
„ „ var. *„L'Innocence"*	* $\frac{27}{2}$	„ 1921
„ „ var *„Cardinal Wiseman"*	* $\frac{27}{2}$	„ 1921
„ „ var. *„Garrick"*	* $\frac{28}{2}$	„ 1921
„ „ var. *„La Grandesse"*	* $\frac{28}{2}$	„ 1921
„ „ var. *„Totilla"*	* $\frac{30}{2}$	„ 1921

Hybriden zwischen Rassen mit gleicher Chromosomenzahl haben dieselbe wie die Eltern. Von Bastarden, deren Eltern ungleiche Zahlen aufwiesen, studierte DE MOL (1921) die Kreuzung *„L'Innocence × Romaine blanche"* (*Hyacinthus orientalis var. albulus*). Es wurden diploid 22 Chromosomen gesehen: d. h. also, daß den 8 ♂ 14 ♀ entsprachen.

Scilla hyacinthoides var. coerulea	8	MAC KENNEY 1898
„ *sibirica*	8	SCHNIEWIND-THIES 1901
„ *non scripta* (= *Endymion nutans*)	8	E. OVERTON 1893 a, b, GRANIER und BOULE 1911 a, b
„ *campanulata* (= *hispanica*)	8	MAC KENNEY 1898
„ *bifolia*	* 10	CL. MÜLLER 1912
Muscari[1]) *comosum*	* 9	DELAUNAY 1915
„ *monstrosum*	* 9	„ 1915

[1]) Über die „Trabanten-Chromosomen" bei *Muscari* s. oben S. 526 und unten Kap. 9c.

Muscari tenuiflorum	* 9	Delaunay 1915
„ *polyanthum*	* 9	„ 1915
„ *Argaei*	* 9	„ 1915
„ *latifolium*	* 9	„ 1915
„ „ *var. gigas*	* 18[1])	„ 1915
„ *botryoides*	)* 18—19	Cl. Müller 1912
„ *racemosum*	* ca. 22	Delaunay 1915
„ *commutatum*	* ca. 22	„ 1915
„ *neglectum*	* ca. 22	„ 1915
„ „	24	Strasburger 1888
Veltheimia spec.	* 10	Cl. Müller 1912
Lachenalia „	* 9—10	„ „ 1912
Yucca recurva	25—27	Wóycicki 1911
„ *gloriosa*	mindestens 25	Bonnet 1912a
„ *aloifolia*	* 27—28[2])	Cl. Müller 1910
„ *guatemalensis*	* 27—28[2])	„ „ 1910
„ *draconis*	* 27—28[2])	„ „ 1910
Dasylirion acrotrichum	* 10—12	Went und Blaauw 1905
Clintonia borealis	ca. 12	R. W. Smith 1911
Smilacina stellata	12	Mac Allister 1909
„ *bifolia*[3])	14	Lawson 1913
„ *racemosa*	24[4])	Mac Allister 1913b, Woolery 1915
Disporum Hookeri	5	Lawson 1911b
Polygonatum multiflorum	12	Boenicke 1911a
Convallaria majalis	16[5])	Strasburger 1888, Sauer 1910
Rhodea japonica	14	Takamine 1916
Paris quadrifolia	12	A. Ernst 1902
Medeola virginiana	7	M. Ishikawa 1916
Trillium grandiflorum	6	Atkinson 1899, A. Ernst 1902
„ *recurvatum*	6	Coulter und Chamberlain 1903a
Smilax herbacea	12	Elkins 1914[6]), L. E. Humphrey 1914
Amaryllidaceae		
Haemanthus spec.	* 8—9	Cl. Müller 1912
Leucojum vernum	12	E. Overton 1893a
Nerine rosea	* 11	Cl. Müller 1912
Zephyranthes texana	12	Pace 1913

[1]) In einem Individuum von *M. latifolium* wurde einmal die doppelte Zahl der Normalrasse gesehen.

[2]) Überall zeichneten sich bei *Yucca* 5 Chromosomen durch ihre bedeutende Größe vor den übrigen aus.

[3]) Lawson gibt die Species nicht an, Miß Woolery (1915) setzt diesen Namen als den wahrscheinlichsten für das von Lawson benutzte Material ein.

[4]) Nach Miß Woolery variierte die Zahl zwischen 20 und 24 Chromosomen; auch Mac Allister zählte mitunter etwas weniger als 24 Chromosomen.

[5]) Die Wiegandsche (1899, 1900) Zahl von 18 Chromosomen ist also etwas zu hoch.

[6]) Elkins gibt 12—13 Chromosomen an.

Narcissus poeticus		
var. poetarum	* 7 (resp. 8)[1])	STOMPS 1919
Narcissus poeticus		
var. ornatus	* 7 (resp. 8)[1])	„ 1919
„ *var. „Glory of Lisse“*[2])	* 8	„ 1919
„ *var. „Albion“*[2])	* 8	„ 1919
„ *biflorus (= N. poeticus gigas × N. Tazetta)*	* 12	„ 1919
Agave virginica[3])	12	J. H. SCHAFFNER 1909
Beschorneria superba (?)	〉30[4])	CL. MÜLLER 1912
Alstroemeria „chilensis“	8	STRASBURGER 1882 b
„ *Pelegrina*	8	GUIGNARD 1884
„ *psittacina*	8	GUIGNARD 1889 d, 1891 c
Dioscoreaceae		
Dioscorea sinuata	12	SUESSENGUTH 1920, 1921
Iridaceae		
Iris squalens	12	STRASBURGER 1900 a
„ *pseudacorus*	12	STRASBURGER 1900 a, MIYAKE 1905 a
„ *germanica*	12	STRASBURGER 1900 a
„ *spuria*	12	MIYAKE 1905 a
„ *florentina*	12	„ 1905 a
„ *pallida*	12	„ 1905 a
Musaceae		
Musa sapientium var. „Dole“	8	TISCHLER 1910
„ „ *var. „Appelbacove“*	11—12	D'ANGREMOND 1914
„ „ *var. „Radjah Siam“*	16	TISCHLER 1910
„ „ *var. „Gros Michel“*	16	D'ANGREMOND 1914
„ „ *var. „Kladi“*	24	TISCHLER 1910
„ *Basjoo*	11	D'ANGREMOND 1914
„ *ornata var. „Chittagong“*	11	„ 1914
„ *rosacea*	12	TISCHLER 1921[5])

[1]) Von den 16 diploiden Chromosomen können 2 als „Trabanten“ fungieren und dann mit den „zugehörigen“ so fest verschmolzen sein, daß nur 14 diploide als selbständige Einheiten auftreten (vgl. oben S. 526 und unten Kap. 9 c).

[2]) Beide Varietäten zeichneten sich durch ihre Größe vor der Hauptart aus. Sie dürften als „*pseudogigas*-Rassen“ anzusehen sein (vgl. Kap. 9 c).

[3]) Bei *Agave americana* gab CL. MÜLLER (1912) dagegen „sehr viele“ Chromosomen an.

[4]) Davon sind 5 besonders große, die übrigen weit kleinere Chromosomen.

[5]) Das Material habe ich 1912 und 1914 im Braunschweiger botanischen Garten in Flemming fixiert und ordnungsgemäß weiter behandelt. Die Chromosomen zählte ich in der Diakinese der Pollen-Mutterzellen, die dafür sehr günstige Stadien abgaben. Leider mußten jedesmal zwei Nachbarschnitte in Betracht gezogen werden, da die Kerne auf den 7,5 μ dicken Schnitten nicht undurchschnitten blieben. So ist es zwar möglich, daß angeschnittene Chromosomen für ganze genommen wurden und die richtige Zählung sich vielleicht auf 11 stellt, wie bei den beiden vorher aufgeführten Arten, aber nicht sehr wahrscheinlich. Meine gelegentlich eines Referates (in Zeitschrift für Bot., Bd. 6, S. 870) gemachte Angabe, daß nur 7—8 Chromosomen da wären, war sicherlich unrichtig.

Cannaceae		
Canna indica	9	KUWADA 1918[1])
„ „ *var. „Hero"*	* $\frac{27}{2}$	„ 1918[1])
Marantaceae		
Maranta sanguinea	12	SUESSENGUTH 1920
„ *spec.*	16	BOENICKE 1911a
Thalia dealbata	* 6	SUESSENGUTH 1921
Burmanniaceae		
Thismia javanica[2])	6—8	K. MEYER 1909
Burmannia candida	12[3])	A. ERNST und CH. BERNARD 1912b, SCHOCH 1920
„ *disticha*	20—22	SCHOCH 1920
„ *Championii*	32—36[4])	„ 1920
„ *coelestis*	32—36[4])	„ 1920
Orchidaceae		
Cypripedilum pubescens	11	PACE 1907
„ *spectabile*	11	„ 1907
„ *parviflorum*	11	„ 1907
Paphiopedilum insigne	ca. 12[5])	AFZELIUS 1916
„ *barbatum*	16	STRASBURGER 1888
Orchis maculata	16	„ 1888
Himantoglossum hircinum	12[6])	K. HEUSSER 1915
Gymnadenia conopea	16	STRASBURGER 1888
Habenaria ciliaris	16[7])	W. H. BROWN 1909c
Epipactis palustris	12[8])	FRIEMANN 1910
Gastrodia elata	8—9	KUSANO 1915
Spiranthes australis	12	TAKAMINE 1916
„ *(= Gyrostachys) gracilis*	15	PACE 1914
„ *(= „) cernua*	30	„ 1914
Listera ovata	16	GUIGNARD 1884, 1891c, ROSENBERG 1905. CL. MÜLLER[9]) 1912

[1]) Wenigstens gibt M. ISHIKAWA handschriftlich in dem an H. WINKLER versandten Separat an: „The number is 9 and 18 by KUWADAs verbal information and in the triploid mutants the diploid number is 27. These interesting results will be shortly appear". WIEGAND (1900) hatte nur 3, KÖRNICKE (1903) und STRASBURGER (1904c) hatten bereits 8 Chromosomen gezählt.

[2]) K. MEYER glaubte *Th. clandestina* zu untersuchen. A. ERNST u. CH. BERNARD (1911) wiesen aber nach, daß es sich um *Th. javanica* handelt (s. a. oben S. 116, Anm. 4).

[3]) Ursprünglich (1912a) hatten die Autoren nur 6 haploide Chromosomen gezählt.

[4]) A. ERNST u. CH. BERNARD (1912a, b) hatten viel zu niedrige Zahlen, nämlich 6 für *Championii* und 15—18 für *coelestis* aufgefunden.

[5]) SUESSENGUTH (1920) gibt an, daß er nur 8—9 Chromosomen sah. Figuren werden nicht gebracht. Ich halte die Frage noch für unentschieden, ob die Zählung von AFZELIUS zu hoch war.

[6]) STRASBURGER (1888) hatte früher 16 Chromosomen gezählt.

[7]) Ich entnehme diese Zahl aus seiner Fig. 4.

[8]) GUIGNARD (1885a) hatte noch 16 Chromosomen gezählt.

[9]) CL. MÜLLER sah neben 32 auch 34 diploide Chromosomen. Er möchte lieber die letztere Zahl als die korrekte ansehen. Dann würde die Haploid-Zahl auf 17 steigen, sofern es sich nicht auch um Trabanten-Chromosomen handelte.

Neottia nidus avis	18 [1])	MODILEWSKI 1918
Calopogon pulchellus	ca. 13	PACE 1909
Cymbidium Lowianum	9—10	SUESSENGUTH 1920
Oncidium praetextum	28	AFZELIUS 1916

b) Die Bedeutung der Chromosomenzahl für den Organismus

Inhalt: Bedeutung der Chromosomenzahl für die Kern- und Zellgröße als Regulator der Kernplasmarelation. Frage der Abhängigkeit der Gamo- und Zygophase von der Chromosomenzahl. Beispiele für gleiche Zellgrößen in beiden Phasen bei niederen Pflanzen. Bedeutung der Embryosäcke für die Erkenntnis einer Unabhängigkeit von Formbildung und Chromosomenzahl. — Die „*Gigas*"-Rassen. Die „Pygmaeen" und die Frage ihrer Lebensfähigkeit. Experimentell erhaltene Rassen mit überzähligen Chromosomen. Vergleiche von Arten einer Gattung mit verschiedenen Chromosomenzahlen. Aufzählung aller bekannt gewordenen Arten mit in der Chromosomenzahl differierenden Rassen; desgl. aller Gattungen mit differierenden Arten. Phylogenetische Folgerungen. Herstellung einer höherchromosomigen Art oder Rasse a) durch vorhergegangene Bastardisierung und Nichtbindung oder unregelmäßige Verteilung der Chromosomen in den Reifungsteilungen (Geschlechtsverlust bei hochchromosomigen Arten. Bastardisierung zwischen Formen mit ungleichen Chromosomenzahlen usw.); b) durch Dispermie; c) durch vegetative Kernverschmelzungen; d) durch „Mutationen".

Wir werden uns nun die Frage vorzulegen haben, welche causalen Folgen für die Zellen des Organismus aus der so großen Konstanz der Chromosomenzahl erwachsen. Um über bloße Spekulationen hinauszukommen, werden wir uns an jene Fälle halten müssen, in denen die Chromosomenzahl gegen die Norm geändert ist, und dann vergleichen, in wie weit sich auch der ganze Organismus in seinem Bau oder in seinen Reaktionen geändert hat.

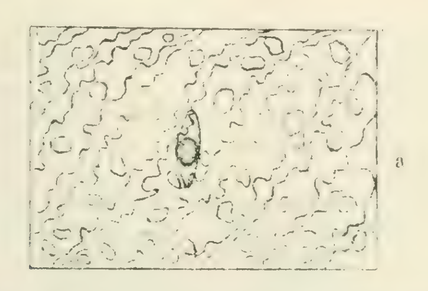
Auf verschiedene Weise konnte Doppelkernigkeit der Zelle erreicht werden. Wir erinnern uns hier jener Fälle, in denen die Wandbildung verhindert wurde und doch die Kernteilung weiterging (s. oben S. 212ff.), ferner an die, bei denen Kernübertritte in eine Nachbarzelle möglich waren (s. oben S. 176ff., 498ff.). Ob die beiden Nuclei als solche getrennt erhalten bleiben, wie oft bei *Spirogyra* (GERASSIMOFF, s. oben S. 226), ob sie miteinander fusionieren, wie in den meisten anderen Fällen, ist für unsere jetzige Fragestellung weniger von Belang. Denn die Chromosomenzahl ist ja bei beiden Möglichkeiten die gleiche, und die Frage der Verteilung auf einen oder zwei Kerne spielt demgegenüber eine mehr sekundäre Rolle.

Und da fällt uns als erstes Moment auf, daß in ganz außerordentlich vielen Fällen mit der Chromosomen-Vermehrung eine entsprechende Vergrößerung der Zelle Hand in Hand geht. Oben (S. 102) haben wir den Begriff der „Kernplasmarelation" kennengelernt, nach dem die Menge der Kernsubstanz zu der des Cytoplasmas eine feste Beziehung bilden kann. Wir können jetzt weiter schließen, die Zellvergrößerung ist zustande gekommen durch Vermehrung sowohl des Cytoplasmas wie der Kernsubstanz. Beides aber ist hervorgerufen durch die vermehrte Chromosomenzahl. Diese Gesetzmäßigkeit, die auch als „Chromosomenplasmarelation" bezeichnet wird, wurde namentlich in klassischen Versuchen an Echinodermen-Eiern (TH. BOVERI 1905) erkannt, die heteroploid gemacht waren. Es sollten sich nach diesem

[1]) GUIGNARD (1884, 1891c) hatte nur 16 Chromosomen zu zählen gemeint.

Forscher aber die Chromosomenzahlen nicht zur ganzen Kernmasse, also dem Volumen, sondern nur zur Kernoberfläche proportional verhalten. Und mit dieser wieder in genau der gleichen Proportion sollte das Zellvolum wachsen.

Für pflanzliche Beispiele ist die Gültigkeit der „BOVERIschen Regel" in erster Linie an GERASSIMOFFs diploid gemachten Spirogyren erwiesen, die BOVERIS Versuchen zeitlich vorangingen (z. B. 1892, 1897, 1901, 1902, 1904a, b usw.; Fig. 363).



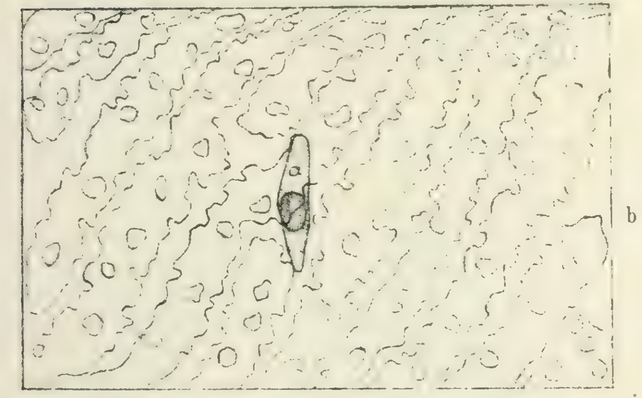


Fig. 363. *Spirogyra bellis.* a gewöhnliche univalente Zelle. b durch Kernfusion bivalent gemachte Zelle. Vergr. 420. (Nach GERASSIMOFF.)

Die Zell- und Kerngrößen wuchsen in entsprechendem Verhältnis. Aus den sehr genauen Messungen geht folgendes hervor (1902, S. 233, s. a. VAN WISSELINGH 1920)[1].

	Gewöhnliche Zellen		Zellen mit einem Fusionskern		Zellen mit 2 Kernen
Zahl der gemessenen Zellen .	11088		6657		8851
Mittlere Größe der Längen .	107,9 μ		133,0 μ		127,5 μ
Verhältnis	1	:	1,23	:	1,18
Mittlere Größe der Volumina	391760 cbμ		1130020 cbμ		1274430 cbμ
Verhältnis	1	:	2,88	:	3,25
Mittlere Größe der Oberflächen	30340 qμ		60810 qμ		65280 qμ
Verhältnis	1	:	2,00	:	2,15

[1]) Vgl. auch weiter unten bei der Besprechung der „*gigas*"-Rassen.

Die mittleren Volumina der Kerne wurden wie folgt gemessen:

a) gewöhnlicher Kern . . . . . . 720 cbμ
b) diploider (Fusions)kern . . . . 1397 cbμ
c) Summe der Volumina zweier Kerne in einer diploiden Zelle . . . . 1440 cbμ.

Das ergab also die Proportionen 1 : 1,94 : 2,0.

Wir haben somit eine kleine Abweichung von TH. BOVERIs Funden. Das Wachstum der Zell-Volumina war größer, das der Kerne kleiner als es nach BOVERI zu erwarten war[1]). Was ersteres anlangt, so ist die Tatsache daran Schuld, daß ja die Zellvakuolen eine weit größere Rolle als bei den genannten tierischen Zellen spielen, deren Inhalt von der „lebenden Substanz“ abzuziehen wäre. Und umgekehrt waren bei BOVERI offenbar die Kerne reicher an Karyolymphe, so daß hier nur die Oberflächen, in denen das Hauptkaryotin lag, in Betracht kamen (vgl. a. LUNDEGÅRDH 1921/22, S. 95).

Auch sonst gilt im Pflanzenreich sicherlich meist die BOVERIsche Regel bezüglich der Kerne in dieser GERASSIMOFFschen Modifikation. Ich konnte z. B. ganz ähnliches wie der russische Forscher bei dem Vergleich des Pollens von verschiedenen *Musa*-Rassen erweisen (TISCHLER 1910). Frl. ERDMANN (1912) hat meine Messungen allerdings bemängelt, da sie in zu geringer Anzahl, nämlich nur bei je 25 Kernen, angestellt wären. Aber auch bei einer Häufung würde das Resultat nicht erschüttert werden, da die ausgewählten Kerne absolut typische waren und ich nur Sorge trug — das war das einzige bewußte subjektive Moment — alle diejenigen wegzulassen, die offenbar in ihrem Wachstum zurückgeblieben waren.

Bei *Musa* hat die Natur das Experiment angestellt, uns besondere uni-, bi- und trivalente Varietäten erwachsen zu lassen. Die Haploidchromosomenzahlen waren hier (s. oben S. 586) 8, 16 und 24. Ich maß für die erstere Rasse den mittleren Kerndurchmesser der Pollen-Mutterzellen zur Zeit der Synapsis auf 13,6 „Teilstriche“, für die zweite auf 17,2 „Teilstriche“, für die dritte auf 19,4 „Teilstriche“[2]). Die Kernradien verhielten sich wie 6,8 : 8,6 : 9,7, die Volumina also wie 314,43 : 636,06 : 912,67. Das wäre somit ungefähr ein Verhältnis von 1 : 2 : 3[3]).

Eine ähnliche Gesetzmäßigkeit, aber für die ganzen Zellen, deckte für Pollen-Mutterzellen TAYLOR (1920a) bei *Acer rubrum* auf. Es existieren hier Rassen mit 36 und 72 Chromosomen und (als Bastard beider) eine mit 54, resp. 50—52, da einige Chromosomen ausgefallen sein konnten. Die Zelldurchmesser der bivalenten Rasse und des Bastards maßen nun 29 μ und 24,8 μ. Dies ergibt die Proportionen für r^3 (als entscheidend für den Vergleich der Volumina) von 3048,6 und 1906,6.

[1]) Dabei kann das verstärkte Wachstum besonders kräftig in der Nähe der Kerne sein, während es nach den Enden der Zellen hin abnimmt, „so daß die Zelle eine mehr oder weniger deutlich ausgedrückte tonnenähnliche Form annimmt“ (s. oben Seite 162).

[2]) Vgl. S. 32. Ich bitte einen übersehenen Druckfehler (16,7 μ statt 13,6 μ) zu korrigieren. Ich hatte 13,6 „Teilstriche“ gemessen.

[3]) Auch *Musa rosacea* findet sich in ihrer Kerngröße gut in die Proportion. Mit ihren 12 Chromosomen steht sie genau zwischen der Rasse *univalens* und *bivalens* von *M. sapientium*.

Das erwartete Verhältnis von 4 : 3 war wenigstens bis auf 4 : 2,6 erreicht und die Abweichung nach unten hier wohl mit durch den Ausfall der genannten Chromosomen bedingt.

Für eine größere Anzahl von Zellen und Kernen hat GATES (1909b) Zahlen bei uni- und bivalenten Rassen der *Oenothera Lamarckiana* gegeben. Es zeigte sich, daß dann öfters größere Abweichungen von der erwarteten Regel auftraten. So verhielten sich die

Epidermiszellen der Petalen	wie	1 : 1,96
Zellen der Narbe	„	1 : 3,05
Epidermiszellen der Antheren	„	1 : 3,84
Zellen der inneren Antherenwand	„	1 : 3,67
Pollen-Mutterzellen z. Zt. der Synapsis . .	„	1 : 1,51
Kerne der Pollen-Mutterzellen (Volumina)	„	1 : 2,16
„ „ „ „ (Oberflächen)	„	1 : 1.67
„ in Tapetenzellen	„	1 : 1,44.

GATES sah also schon, daß in manchen Geweben die Größenzunahme der Zellen nicht der BOVERIschen Regel entspricht, sondern erheblich größer war. Schuld daran können einmal Beobachtungsfehler sein, hervorgerufen durch die Schwierigkeit der Messungen der Zellen resp. ihres „lebenden Inhalts". Aber das genügt sicherlich nicht zur Erklärung. Vielleicht könnten die wechselnden Chromosomengrößen in den Kernen der verschiedenen Gewebe eher heranzuziehen sein. Ein wirkliches Verständnis fehlt uns aber noch.

Neuerdings haben TUPPER und BARTLETT (1916) für *Oenothera stenomeres* und ihre „*gigas*"-Varianten viel weitergehende Größenunterschiede von Zellen beschrieben, die vom meristematischen Charakter weit entfernt waren. So war die Länge der Gefäße bei letzterer um 50 % und die Breite gar um 150 % gegen die Hauptrasse, die der Tracheiden in Länge und Breite um 50 % gestiegen. Die Größe der Markstrahlzellen war nach den drei Richtungen des Raumes in verschiedenem Maße verändert, so daß die Zellvergrößerung i. g. 274 Volumprozent betrug. Ja auch die Anordnung der Markstrahlreihen war dabei eine andere geworden.

An *Taraxacum*-Arten mit verschiedener Chromosomenzahl maß ferner OSAWA (1913a) die Kernvolumina. Hier standen die Chromosomen indes nicht in so einfachem gesetzmäßigen Verhältnis wie bei *Musa*, *Acer* und *Oenothera*. Denn *T. platycarpum* besaß 8, *T. albidum* ca. 20 Haploid-Chromosomen (vgl. oben S. 577). Trotzdem stimmten die Zahlen, die die Kernvolumina ergaben, ungefähr zu der (veränderten) BOVERIschen Regel. Aus je 25 Messungen der Nuclei von Pollen-Mutterzellen ergab sich die Proportion von 1 : 2,18, während 1 : 2,5 zu erwarten war. Und soviel aus JUELS (1900b) Abbildungen zu ersehen ist, scheinen die Kerne von *Taraxacum „officinale"* mit ihrer mittleren Zahl von 13 Chromosomen auch ganz entsprechend in der Mitte zu liegen.

Kurz sei ferner auf die Messungen hingewiesen, die TENOPYR (1918, S. 69) für homologe Zellen von *Plantago maior* und *lanceolata* gibt. Die Chromosomenzahlen scheint er nicht zu kennen. Wir wissen, daß sie gleich sind (vgl. oben S. 572). Damit würde auch stimmen, daß ungeachtet der so ganz verschiedenen Größe der Blätter die Zellen ungefähr gleiche Größe haben.

Es maßen die	bei *Plantago lanceolata*	*Plantago maior*
Zellen der unteren Blattepidermis . .	35 : 41 μ	31 : 44 μ
Palisadenzellen	21 : 21 μ	22 : 21 μ

Auch die Zellen von *Linum angustifolium* und *usitatissimum* waren gleich groß, die Chromosomenzahlen dürften per analogiam es wohl gleichfalls sein.

Schon vor den letztgenannten Veröffentlichungen hatten uns aber El. und Em. Marchal (1906, 1907, s. besonders 1909, 1911) in ihren sehr interessanten Arbeiten über künstlich plurivalent gemachte Moose gezeigt, wie hier mit der vermehrten Chromosomenzahl Zell- und Kernvergrößerung Hand in Hand geht. Die Volumina der infolge der inducierten Aposporie bivalent gewordenen Rassen von *Bryum caespiticium* verhielten sich zu den entsprechenden univalenten in den Blattzellen wie 1 : 2,3, bei *Mnium hornum* wie 1 : 1,8, bei *Amblystegium serpens* wie 1 : 2. Für die Zellen der jugendlichen Antheridien von *Mnium hornum* galt die Relation 1 : 1,7, desgleichen für die gleichen Organe in etwas vorgerückterem Stadium 1 : 1,8. Und die Kernvolumina verhielten sich in den jüngsten Stadien wie 1 : 1,7, in den mittleren wie 1 : 2,1, in den ältesten wie 1 : 2. Für die Eizellen war ebenso wie für ihre Nuclei das Verhältnis 1 : 1,9. Die Sporen-Mutterzellen wurden bei den uni- und bivalenten Rassen von *Amblystegium serpens* verglichen. Die Zellgrößen verhielten sich hier vor der Synapsis wie 1 : 1,9, zur Zeit der Synapsis wie 1 : 2, desgleichen die Kernvolumina wie 1 : 2,1, resp. wie 1 : 1,7.

Im großen und ganzen werden also überall die Zell- und Kernvolumina sich in der gleichen Proportion vergrößern wie die Chromosomenzahlen.

Vor allem ist aber die Frage erneut im großen Umfange aufgenommen worden, als es H. Winkler (1916) geglückt war, bei *Solanum*-Arten experimentell „*gigas*“-Rassen infolge der Erzwingung somatischer Kernfusionen (vgl. oben S. 515) entstehen zu lassen. Und es stellte sich heraus, daß durchweg im großen und ganzen bei den bivalenten Individuen die Zell- und Kernvergrößerung in dem erwarteten Maße eingetreten war. Ja darüber hinaus konnte Winkler zeigen, daß auch die Größenverhältnisse anderer Zellorgane, wie z. B. der Plastiden, durch die erhöhte Chromosomenzahl beeinflußt wurden (S. 461). Eigentlich war solches bis zu gewissem Grade vorauszusehen, nach dem, was wir bei den Beziehungen des Kerns zur Entwicklung der Chloroplasten hörten (vgl. oben S. 149). Selbstverständlich müssen dabei die Außenbedingungen gleich sein, denn wie die Kerne, so werden auch die Plastiden durch den Wechsel der Umwelt bezüglich ihrer Größe stark in Mitleidenschaft gezogen (s. O. Hartmann 1919a).

Wahrscheinlich gilt das auch sonst, nur fehlen entsprechende Angaben[1]. Allein einige Beobachtungen Gerassimoffs (1901, S. 206,

[1]) Aus Möbius' (1920) herbeigebrachten Daten über Chloroplastengrößen ersehen wir indes, daß es prinzipiell keineswegs angeht, aus der Chromosomenzahl eines Organismus auf die Chloroplastengröße zu schließen. So hat *Magnolia spec.* mit relativ hoher Chromosomenzahl (vgl. oben S. 555) nur 3—4 μ große Chloroplasten und *Dryopteris filix mas* (vgl. oben S. 547) auch nur 5 μ große. Die gleiche Größe findet sich u. a. bei *Larix leptolepis* (mit 12 Chromosomen, s. oben S. 550), *Humulus Lupulus* (mit 10 Chromosomen, s. oben S. 553), *Capsella bursa pastoris* (mit 16 Chromosomen,

1902, S. 248 ff.) deuten darauf hin, daß auch hier die Vergrößerung der Chloroplasten sowie selbst Vermehrung ihrer Zahl pro Zelle durch die Diploidie verursucht wird. Der Unterschied ist dann nach einiger Zeit sehr kraß. Denn nach einjähriger Lebensdauer der diploid gemachten Zellen war die Zahl der Chloroplastenbänder in der *Spirogyra*-Zelle durchschnittlich 12—13, während normal deren nur 8 vorhanden sind. Ganz ähnliches dürfte bei *Zygnema* zu beobachten sein (GERASSIMOFF 1905a, S. 51).

Es ist immerhin möglich, diesen Beispielen auch jene anzureihen, bei denen die pluriploide Rasse nur lose mit der hypoploiden zusammenhängt. Indizien für die Gültigkeit der BOVERIschen Regel können natürlich auch hier abgeleitet werden. So sind nach FARMER und DIGBY (1907; vgl. oben S. 548) die Zellen des apogamen *Athyrium filix femina var. clarissima Jones* (mit 90 Chromosomen) beträchtlich größer als die der Hauptform (mit ca. 38—40). Und ebenso fiel bei der *var. uncoglomerata* (mit ca. 100 Chromosomen) die „very large size" der Zellen und Kerne auf. Nimmt man *Athyrium filix femina* als Typus in allem = 100, so gilt

für	Typus	*var. clarissima Bolton*	*var. clarissima Jones*	*var. unco-glomerata Stansf.*
junge Prothallium-Zellen	100	135	180	250
alte Prothallium-Zellen .	100	140	170	300
junge Prothallium-Kerne	100	140	190	250
alte Prothallium-Kerne .	100	160	220	280
Epidermiszellen des jungen Blattes . .	100	110	180	200
Spermatozoiden	100	135	160	250
Chromosomenzahl	76-80 dipl. 38-40 hapl.	84	90	100

Das ging also im einzelnen nicht miteinander ganz parallel. Für *Dryopteris filix mas* bekamen die Autoren folgende Zahlen, als sie die Hauptart mit ihren Varietäten vergleichen und bei ersterer überall 100 setzten.

	Typus	*var. polydactyla Wills.*	*var. polydactyla Dadds.*	*cristatus var. apospora*
Prothalliumzellen nahe dem Vegetations-Punkt	100	85	70	60
Kerne dieser Zellen . . .	100	60	70	75
Epidermiszellen des jungen Blattes . .	100	90	100	70
Spermatozoiden	100	?	85	90

s. oben S. 557), *Philadelphus coronarius* (mit 10 Chromosomen, s. oben S. 556), *Mercurialis annua* (mit 8 Chromosomen, s. oben S. 562), *Coriaria myrtifolia* (mit 40 Chromosomen, s. oben S. 563), *Datura Stramonium* (mit 12 Chromosomen, s. oben S. 571), *Solanum nigrum* (mit 36 Chromosomen, s. oben S. 570), *Plantago maior* (mit 6 Chromosomen, s. oben S. 572), *Cucurbita Pepo* (mit 12 Chromosomen, s. oben S. 573), *Bellis perennis* (mit 9 Chromosomen, s. oben S. 574), *Dahlia variabilis* (mit 32 Chromosomen, s. oben S. 574), *Achillea millefolium* (mit 24 Chromosomen, s. oben S. 574), *Tradescantia virginica* (mit 12 Chromosomen, s. oben 581), *Tulipa Gesneriana* (mit 12 Chromosomen, s. oben S. 583) usw. Und umgekehrt hatte *Beta vulgaris* mit ihren 7—10 μ großen Chloroplasten nur 9 Chromosomen (s. oben S. 554) oder *Calycanthus floridus* mit 6—7 μ großen Chloroplasten 12 Chromosomen (s. oben S. 555).

Chromosomenzahl	Typus	*var. polydactyla Wills.*	*var. polydactyla Dadds.*	*cristatus var. apospora*
Gamophase . . .	72	(64-)66	90(-96)	60
Chromosomenzahl Zygophase . . .	144	ca. 132	ca. 130	60(-78)

Besonders bemerkenswert ist dabei die Rasse *polydactyla Dadds.*, denn trotz ihrer 90(-96) Chromosomen sind die Zellen und Kerne doch kleiner als bei der Hauptart.

Und wenn wir verschiedenchromosomige Species einer und derselben Gattung vergleichen, sehen wir unter Umständen selbst große Differenzen in der Kerngröße bei gleicher Chromosomenzahl. Man betrachte z. B. die folgende Zahlenreihe nach TAHARA (1921).

	Chromosomenzahl	Kerndurchmesser 2 r	r^3 für Volum
Chrysanthemum lavandulaefolium	9	5,1	17,6
„ *roseum*	9	5,4	19,7
„ *japonicum*	9	6,0	29,0
„ *nipponicum* . . .	9	6,0	27,0
„ *coronarium* . . .	9	7,0	43,1
„ *carinatum*	9	7,0	43,1
„ *Leucanthemum* .	18	7,3	50,7
„ *morifolium* . . .	27	7,8	57,3
„ *Decaisneanum* .	36	8,8	85,4
„ *arcticum*	45	9,9	125,0

Gemessen wurden die Kerne in der Diakinese der Pollen-Mutterzellen [1]).

Man sieht aber selbst hier, daß mit der Erhöhung der Chromosomenzahl die Kerngrößen stark zunehmen.

Wir dürfen ja die Chromosomenzahl nun auch nicht allein für die Größe der Zellen und Kerne verantwortlich machen [2]). Und es sind m. E. schon von vornherein alle Versuche als mißglückt zu betrachten, nach denen diese Größen in den normal aufeinander folgenden „Generationen" der Archegoniaten und gewisser Thallophyten durch die Chromosomenzahl erklärt werden sollen. Seit E. OVERTON (1893a, b) und STRASBURGER (1894a, b; s. a. oben S. 357) war es Usus geworden, die Generationen rein karyologisch abzugrenzen und namentlich STRASBURGER wollte von der Chromosomenzahl auf eine causale Bedingtheit der Form schließen [3]). Noch gegen Ende seines Lebens trat er dafür mit Nachdruck ein (1909a). Doch begannen sich mit Recht immer

[1]) Die Messung erfolgte in „Teilstrichen", die einen Abstand von $1^6/_6$ μ besaßen.

[2]) Erinnern wir uns daran, wie auch phaenotypisch sich die Kerngrößen durch anscheinend gleiche Außenfaktoren verschieden beeinflussen ließen. Bei der Mykorrhiza-Symbiose oder dem Zusammenleben mit „Knöllchenbakterien" zeigten z. B. die Kerne in den Wurzeln der höheren Pflanzen ein ganz verschiedenes Verhalten. Bei den einen trat eine oft mächtige Kernhypertrophie auf, während die anderen kaum alteriert schienen (s. oben S. 21—22 und 116—17, LUNDEGÅRDH 1921/22, S. 98).

[3]) Eine interessante Vorarbeit hatte hierbei außer GUIGNARD (1891b, c) auch schon HARTOG (1891) geliefert, der auf den Zusammenhang der Chromosomen-Reduktion mit der Sexualitätsäußerung eingehend hinwies. Freilich sagte er noch: „The reduction itself cannot be essential, for it is absent in some plants . . . Hence all theories of gametogeny and fertilization based on the assumption that this reduction is universal or uniform must fall to the ground."

mehr Forscher dagegen auszusprechen, wie NĚMEC (1903b, 1906, 1910a, S. 450ff.), H. WINKLER (1906, 1908, 1913, S. 635), FARMER u. DIGBY (1907), GOEBEL (1907, 1913, S. 414ff.), YAMANOUCHI (1907, 1908a—c), W. H. LANG (1909), EL. u. EM. MARCHAL (1909, 1911), R. ALLEN (1911), TISCHLER (1915b), ENGLER u. GILG (1919, S. XVI), STEIL (1919) usw. Sie machten insbesondere auf die zahlreichen Fälle bei Moosen und Farnen aufmerksam, in denen Sporo- und Gametophyten mit der gleichen haploiden, diploiden oder polyploiden Chromosomenzahl existieren können. Darum nannte H. WINKLER (1920) die beiden Phasen auch nur „Gamo"- und „Zygophase" und PRELL (1921b) „azygoide" und „zygoide" Phase. Auch werden bisweilen bei Aposporie Gebilde erzeugt, die in der Form so sehr zwischen beiden Generationen stehen, daß eine scharfe Abgrenzung unmöglich wird (GOEBEL 1907).

Selbst bei Pilzen kann die „Zygophase", z. B. die Basidie, genau wie es die Regel verlangt, sich ausbilden, auch wenn die Kerncopulation hier ausgeblieben ist und die Zelle somit „eigentlich" haploid ist (MAIRE 1900a, 1902, RUHLAND 1901, FRIES 1911b, KNIEP 1911, s. S. 502). Auch hier kommt darum doch der ganze Fruchtkörper ohne jedes „Paarkern-Mycel" in typischer Form zustande, und es wäre die Bedingtheit der Zellform durch die Chromosomenzahl zu verwerfen. Ebenso gibt Mad. MOREAU (1914c, S. 40) ausdrücklich an, daß die „einkernigen" Aecidiumsporen bei *Endophyllum silvaticum* durchaus nicht kleiner seien als die von anderen zweikernigen Arten oder Rassen. Und da bei den Uredineen Aecidien vorhanden sein können oder fehlen, muß auch die diploide Phase an ganz verschiedener Stelle im Gesamtentwicklungsgang beginnen, da ferner Teleutosporen nicht notwendig sind, ebenso an verschiedener Stelle endigen können. Wuchsen zufällig haploide und diploide Phasen durcheinander (E. W. OLIVE 1913, S. 307), so konnte (z. B. bei *Puccinia suaveolens* und *Uromyces Glycirrhizae*) anfangs zwar das erstere Mycel stärker wachsen. Aber „this early predominance seems to be later completely eclipsed by the slower growing, but later dominating sporophyte". So konnte schließlich die Haplophase ganz eliminiert werden und nur die Diplophase übrig bleiben.

Ebenso liefern die Algen eine Menge Beispiele, bei denen die strenge Durchführung der STRASBURGERschen Abgrenzung etwas Gewaltsames erhielt[1]). Wir haben nämlich bei Phaeo- oder Rhodophyceen, von deren Generationswechsel wir oben (s. S. 358) hörten, oft eine derartige äußere Gleichheit der beiden „Morphoden" (F. J. MEYER 1918), daß nur karyologische Untersuchung entscheiden kann, ob das betreffende Individuum haploid oder diploid ist. So ist's z. B. bei *Dictyota* (MOTTIER 1900, L. WILLIAMS 1904), *Zanardinia* (YAMANOUCHI 1913b) und *Padina* (WOLFE 1918). Im großen und ganzen ist's auch so bei den Florideen. J. F. LEWIS (1909), YAMANOUCHI (mitgeteilt von GATES 1909b, S. 541), KYLIN (1914, S. 39), GR. A. DUNN (1917) usw. schildern für ihre Objekte das nämliche. SVEDELIUS (1911, S. 310)

[1]) Gibt es doch im Extrem selbst Sporenbildung mit und ohne Reduktionsteilung. Freilich handelt es sich vielleicht überall eigentlich um Monosporenbildung wie nach SVEDELIUS bei *Nitophyllum punctatum*, wenn nicht die Ausgangsexemplare apogam und diploid sind (s. Lit. bei SVEDELIUS 1914c), so daß die Zellen hier in ganz anderen „Generationen" liegen.

weiß zwar bei *Delesseria* von kleineren Verschiedenheiten der Gamo- und Zygophase zu berichten, aber nur bei *Galaxaura obtusata* ist doch bisher (HOWE 1916) beschrieben worden, daß einzelne Zellen der Rindenschicht tatsächlich in ihrer Form differieren. Und auch hier ist von einer Zellvergrößerung im Sinne etwa unserer Erfahrungen an *Spirogyra* keine Rede.

Für die zu den Phaeophyceen gerechnete Gattung *Cutleria* wissen wir nun in der Tat, daß die diploide Pflanze sich so von der haploiden unterscheidet, daß man eine besondere Gattung („*Aglaozonia*") daraus gemacht hatte. KYLIN (1918, S. 14) weist auf BONNET (1914) hin, der die Annahme vertreten hatte, daß gelegentlich — nach ausgebliebener Reduktionsteilung — aus einer *Aglaozonia* wieder eine *Aglaozonia* werden könne. Träfe das wirklich zu, so wäre hier eine Beziehung zwischen äußerer Form und Chromosomenzahl nicht von der Hand zu weisen. Existieren aber auch „haploide" Aglaozonien, so ist uns der Morphodenwechsel völlig rätselhaft. YAMANOUCHI (1912, S. 466) zeigte jedenfalls schon, daß eine apogam — also wohl mit haploider Chromosomenzahl — sich entwickelnde Keimpflanze von *Cutleria multifida* eine andere Ontogenese hat als eine nach Befruchtung entstandene. Und bei *Padina* (WOLFE 1918) kann ein parthenogenetisch entstandenes Individuum niemals mehr Tetrasporen bilden. Das würde uns „einleuchten". Aber auch die Bildung von Sexualorganen ist nun unmöglich geworden, die wir doch „erwarten" könnten. Warum das der Fall ist, wissen wir wieder nicht.

Jedenfalls sehen wir aus unseren Darlegungen das eine schon mit aller Sicherheit. Die Chromosomenzahl wird kaum den Hauptfaktor für die Determination der Morphoden abgeben.

Wollen wir also den Wechsel der Gamo- und Zygophase verstehen lernen, so dürfen wir ihn nicht mit dem des „Generationswechsels" gleichsetzen. Es hat sich denn auch der Gebrauch des Worts „Kernphasenwechsel" dafür allgemein eingebürgert (s. VUILLEMIN 1907, S. 85, W. H. BROWN 1911b, MAIRE 1911, M. HARTMANN 1914, GOELDI und E. FISCHER 1916, BUDER 1916, KYLIN 1916d, RENNER 1916). Und nur wenige Forscher verteidigen noch — oder taten es doch wenigstens vor kurzem — die STRASBURGERsche Abgrenzung (BONNET 1914, CLAUSSEN 1915). Gerade mit Rücksicht auf die Schwierigkeiten innerhalb morphologisch einheitlicher Gruppen, wie der Diatomeen, Florideen oder Saccharomyceten (s. oben S. 358), halten wir indes die Beanstandung der älteren Auffassung für notwendig. Denn „homologe" Zellen sind das eine Mal haploid, das andere Mal diploid und können zwar karyologisch betrachtet in verschiedene Phasen, aber doch nicht gut in verschiedene „Generationen" kommen. Teleologisch angesehen kommt es offenbar dem Organismus nicht sonderlich auf den Ort an, an dem die Chromosomen-Reduktion vorgenommen wird (G. KLEBS 1899, S. 220, OLTMANNS 1905, S. 273[1])).

[1]) SVEDELIUS (1921) sucht dagegen Einspruch zu erheben. Er weist darauf hin, daß die „Entstehung des Generationswechsels und damit die des diploiden Sporophyten biologisch als eine für die Pflanze vorteilhafte Organisation zur Erzielung zahlreicher Reduktionsteilungen erklärt werden" könne. So seien die Organismen, bei denen die Zygophase auf eine Zelle beschränkt wäre, durchweg primitiver als die anderen mit einem größeren „Sporophyten". Da, wie wir noch hören werden

Selbst bei den Blütenpflanzen, auf die ja das HOFMEISTERsche Generationswechsel-Schema in karyologischer Determinierung seit langem anscheinend ohne die geringste Schwierigkeit sich übertragen ließ, haben wir in neuerer Zeit Fälle gefunden, die dies unmöglich machen. Denn wir sehen, wie meistens der Embryosack aus einer Enkelzelle der Embryosack-Mutterzelle hervorgeht, aber manchmal auch aus allen oder einigen Abkömmlingen „zusammengesetzt“ (COULTER 1908a, PALM 1915 usw.) wird. Solch eine „Symmacrospore“ (HÄUSER 1916) kann dann noch transitorische Wände zwischen den einzelnen „Energiden“ ausbilden oder auch nicht. Und doch wird kein Mensch, der nicht Dogmatiker ist, diese verschiedenen Embryosacktypen als nicht homolog betrachten. A. ERNST (1908b) sagte denn auch vor Jahren schon unzweideutig: „Der Umstand, ob die Teilung der Kerne unter Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet oder nicht, scheint auf die Entwicklung des Embryosackinhaltes ganz ohne Einfluß zu sein[1]). W. H. BROWN und SHARP (1911) erbringen in ihren vergleichenden Studien an Orchideen-Embryosäcken Beispiele für die relative Unwichtigkeit der Zahl der „Makrosporen“, die bei der Bildung sich beteiligen, und sie bezeichnen den Embryosack hier direkt als „äquipotentielles System“ (DRIESCH z. B. 1909a), das die Zahl der Teilungsschritte reguliert (s. auch die Zusammenfassungen bei G. C. FISHER 1914, PALM 1915, M. ISHIKAWA 1919).

Als Beispiel für den Typenwechsel bei Naheverwandten seien die Liliaceen genannt. MACALLISTER (1914) führte insbesondere aus, daß hier drei Modi vorkommen:

1. Der Embryosack geht aus von einem haploiden Kern (z. B. *Polygonatum commutatum*, *Trillium recurvatum*).

2. Der Embryosack geht aus von zwei haploiden Kernen, d. h. die erste Teilung in ihm ist die homöotype (z. B. *Smilacina racemosa* und *amplexicaulis*, *Streptopus roseus*, *Trillium grandiflorum*, *Paris quadrifolia*).

3. Der Embryosack enthält alle vier Tetradenkerne, d. h. die beiden ersten Teilungen sind die heterohomöotypen (*Majanthemum canadense*, *Medeola virginica*, *Lilium spec.*).

Gerade der letztgenannte „*Lilium*-Typus“ ist schon früh bekannt geworden und bei den Angehörigen aus den verschiedensten Reihen aufgefunden[2]).

(s. Kap. 9d), während der Reduktionsteilungen aber die Kombination der „Gene“ vorgenommen würde, wäre die Möglichkeit, neue Kombinationen als Material für die später einsetzende Selektion zu schaffen, etwas so eminent Wichtiges für die Pflanze, daß wir von einer „Zufälligkeit“ des Ortes der allotypen Teilungen nicht sprechen dürften.

[1]) Wo freilich sich haploide und diploide Embryosäcke nebeneinander ausbilden, wie bei ROSENBERGS (1906b, 1917) oder SCHNARFs (1919) aposporen Hieracien, da pflegt der diploide Embryosack kräftiger zu sein und den anderen zu verdrängen.

[2]) Diese moderne Feststellung darf nicht dazu verleiten, wenigstens für diese Fälle eine Bestätigung der alten Angaben von VESQUE (1879) zu sehen, der bekanntlich damals schon den Embryosack nicht „einheitlich“ auffaßte. Hier sollte jedoch jede der „Antiklinen“, die den fertigen Embryosack zusammensetzen, nicht einer Tetradenzelle, sondern einer Embryosack-Mutterzelle „homolog“ sein. Die innerhalb einer jeden „Antikline“ sich abspielenden Vorgänge, die zur Bildung des Ei- resp. des Antipodenapparats führen, suchte VESQUE irrtümlich mit den Teilungen der Pollen-Mutterzellen zu homologisieren.

Unsere bisherige Betrachtung hat uns also gelehrt, daß ein Verständnis der großen morphologischen Probleme auf Grund der Chromosomen-Berücksichtigung unmöglich ist. Nur für die kleineren Fragen, die mit einer Zusammensetzung aus verschieden großen Zellen zusammenhängen, werden wir auf Grund unserer obigen Konstatierungen die Chromosomenforschung heranziehen können.

Geargwöhnt war schon seit längerer Zeit, daß die sogenannten „*gigas*-Mutationen" allein dadurch zustande gekommen sind, daß — gleichgiltig durch welchen Vorgang — die Chromosomenzahl aufs doppelte oder wenigstens $1^1/_2$fache der normalen gestiegen war. GATES (1909b) hatte das für *Oenothera Lamarckiana* näher zu begründen gesucht, nachdem hier die Zahl auf 14 gegenüber der sonst vorkommenden 7 als Haploidzahl festgestellt war (s. oben S. 565ff.).

GATES wollte bereits sämtliche Charaktere, die bei den *gigas*-Individuen gegenüber ihren Stammpflanzen neu aufgetreten waren, auf eben die Verdopplung zurückführen, auch solche, bei denen es im ersten Augenblick gesucht zu sein schien, so die abweichende Form der Pollenkörner. „In *O. gigas* we have an organism built of bricks which are larger and whose relative dimensions are also altered in some cases. These two factors will apparently account for all the differences between *O. gigas* and *O. Lamarckiana*, and the second factor may be one merely of readjustment consequent upon the first"[1]).

Dagegen erhob sich anfangs die DE VRIESsche Schule. GEERTS (1911) wollte dagegen anführen, daß der Riesenwuchs mit all den charakteristischen „Nebeneigenschaften" der Rasse auch bei einer haploid gebliebenen Chromosomenzahl auftreten könne. Hier scheint ein tatsächlicher Irrtum unterlaufen zu sein (s. KRANICHFELD 1917, S. 91); aber auch STOMPS (1916) wendete sich bei kritischerem Studium dagegen, daß Riesenwuchs und Chromosomen-Vermehrung immer zusammenfallen. RENNER (1917, S. 257) und VAN OVEREEM (1921) weisen zwar darauf hin, daß bei solchen Annahmen die große Variabilität der Nachkommen bei den *gigas*-Rassen nicht berücksichtigt sei. Aber wir müssen (s. Kap. 9c) zugeben, daß in der Tat etwas dem *gigas*-Riesenwuchs ganz Ähnliches auch ohne Verdopplung der Chromosomenzahl auftreten könnte. Entscheidend ist jedoch immer eine Vergrößerung der Zellen und Kerne in meristematischen Geweben nach der BOVERIschen Regel. Ist diese wirklich zu konstatieren, dann ist in der Tat die größte Wahrscheinlichkeit dafür vorhanden, daß die Chromosomenzahl allein schuld am Riesenwuchs ist.

Nicht immer läßt sich der Nachweis so reinlich führen wie bei der *gigas*-Rasse von *O. Lamarckiana*. TUPPER u. BARTLETT (1918) haben z. B. auch Riesenformen von *Oenothera pratincola* untersucht. Aber erstens ist hier die Chromosomenzahl nicht einwandfrei festgestellt (vgl. auch LEHMANN 1921a, S. 243). Und dann hat hier offenbar die Zellenzahl stark abgenommen. Das würde bedeuten, daß die Zellteilungen eher sistiert werden, vielleicht infolge einer Schädigung der Zelle infolge zu hoher Chromosomenzahl.

Rein solche sekundären Einflüsse können bei *gigas*-Individuen selbst „Zwerge" entstehen lassen. So ist die „Mutante" *Oenothera*

[1]) Vgl. auch TUPPER u. BARTLETT (1916) für *Oenothera stenomeres* (s. oben S. 591).

Lamarckiana gigas nanella zustande gekommen (DE VRIES 1915b; vgl. auch LA RUE u. BARTLETT 1918 für *O. simplex*, BOEDIYN 1920, S. 74). Und so werden auch unter Umständen nur bestimmte Organe Riesenwuchs haben, andere nicht. Die „Potenz" für volle Entfaltung des „neuen" Charakters wird dann eben nicht die Möglichkeit einer Realisation haben. HERIBERT-NILSSON (1915) benutzte das als Einwand gegen GATES, um ähnlich wie die genannten holländischen Botaniker eine Bedingtheit der „Riesencharaktere" durch die erhöhte Chromosomenzahl zu leugnen. Der ausgezeichnete schwedische Erblichkeitsforscher hat außerdem (s. RENNER 1917, S. 257) jedenfalls auch verschieden zu bewertende Riesen vor sich gehabt und zu gleichmäßig behandelt.

Jedoch eine individuelle Behandlung des Materials, wie sie vorbildlich Miß LUTZ (1912) vornahm, wies immer wieder darauf hin, daß GATES recht hatte. Die genannte amerikanische Forscherin studierte nämlich die Chromosomenzahl in 300 Exemplaren und hat sie in 228 davon „exactly determined". Im ganzen hat sie ca. 8000 Metaphasen gezählt. Gerade die nicht einheitlichen Nachkommen von Riesen aus Kreuzung mit reiner *Lamarckiana* in der F_2-Generation waren in nicht unbeträchtlicher Zahl (53) darunter. „Some were observed to have low, some high chromosome numbers, but not a single instance was found in which gigas-like vegetative characters were associated with a low chromosome number, although many of these second generation offspring resembled *O. gigas* quite as pronouncedly as have any 21-chromosome hybrids of the first generation which I have thus far observed."

Neben den echten *gigas*-Rassen wurden auch bald Riesen beobbachtet, die nur das $1^1/_2$fache an Chromosomen besaßen (s. oben S. 565 ff.). Man nannte sie „Hero"-Individuen. Sie lassen sich bei scharfem Zusehen stets von ersteren trennen. Und sie wurden mit Recht als Beweise dafür angesehen, daß die „Mutation", die zum Riesenwuchs geführt hatte, nicht in einer vegetativen Zelle, sondern in einer Geschlechtszelle vor sich gegangen war. Wären erstere „mutiert", so müßte die diploide Chromosomenzahl sich direkt verdoppelt haben, bei einer „Mutation" in letzterer aber war es von vornherein doch als wahrscheinlich anzunehmen, daß nicht auf einmal beide miteinander sich vereinigenden Sexualzellen die neue Chromosomenzahl besaßen, sondern nur eine von ihnen. Bei *Oenothera Lamarckiana* oder *biennis* mußten mithin 14 und 7 Chromosomen häufiger zusommengekommen sein als 14 und 14, die „*Heros*" daher häufiger sich einfinden als die *gigas*-Individuen. Und das wurde von der Erfahrung bestätigt. DE VRIES (1913) und STOMPS (1912a, b, 1914, 1916) führten das näher aus, anfangs freilich immer in dem Gedanken, daß der Riesenwuchs nur ein neuaufgetretener Charakter neben vielen anderen wäre. GATES (1909b, 1913b) verfocht demgegenüber die Meinung, die Chromosomenverdopplung wäre irgendwo im Soma zustande gekommen. Die Zuspitzung des Streits war aber ganz ungerechtfertigt, denn wenn der Gedankengang von GATES richtig war, so mußte es ganz gleich sein, wo die neue Chromosomenzahl zuerst auftrat. Und 1915a (S. 186), gibt er denn auch zu, daß gelegentlich diploide Gameten als Grundlage der *gigas*-„Mutationen" auftreten könnten.

Da brachte HANS WINKLER (1916) durch seine Experimente an *Solanum* für die ganzen Fragen bezüglich des Ursprungs des Riesenwuchses die Entscheidung im GATESschen Sinne. Es glückte ihm, auf der Grundlage vegetativer Kernverschmelzung (s. oben S. 515) bivalente Rassen von *Solanum nigrum* und *S. Lycopersicum* zu erhalten (Fig. 364), und diese waren ganz analog den *gigas*-„Mutanten" bei *Oenothera*. Eine besondere „Mutation" im DE VRIESschen Sinne war aber hier ausgeschlossen. Allein die durch die Chromosomenvermehrung inducierte Vergrößerung sämtlicher Kerne und Zellen wirkte auf die Organbildung im ganzen so ein, daß scheinbar völlig „Neues" zustande kam. Es ist von besonderem Interesse, daß z. B. die Form der Pollenkörner sich in der nämlichen Weise wie bei *Oenothera* veränderte (LUTZ 1909, GATES

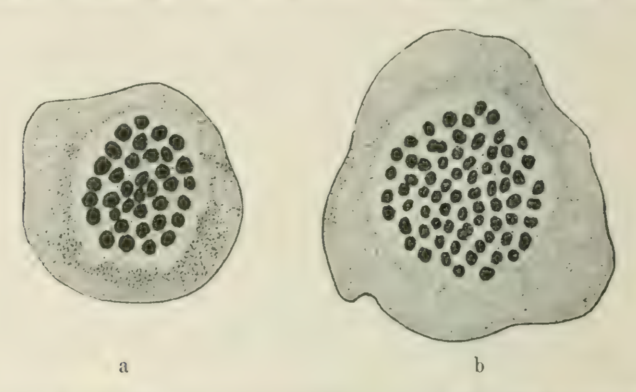


Fig. 364. *Solanum nigrum*. Pollenmutterzellen. a mit 36 Chromosomen (aus Gewebe der Chimäre *S. Gaertnerianum*). b mit 72 Chromosomen (aus Gewebe der Chimäre *S. tubingense*). Vergr. 1900. (Nach H. WINKLER.)

1909b, 1911b, 1913b), und ebenfalls andere Eigenschaften, wie die verminderte Fruchtbarkeit, in derselben Weise wie bei den Nachtkerzen sich bemerkbar machten[1]).

Seit HANS WINKLER müssen wir also mit der Möglichkeit rechnen, daß man jede Species in einer *gigas*-Rasse wird erhalten können. Das ist bereits für mehrere *Oenothera*-Arten verifiziert (s. oben S. 567), sodann für *Primula sinensis* (GREGORY 1914)[2]), für *Datura Stramonium* (BLAKESLEE usw. 1920) und (wenigstens zu erschließen) auch für *Narcissus poeticus* oder *Tazetta*. Denn STOMPS (1917) fand in *Narcissus biflorus* eine Kreuzung mit 12 Chromosomen gegenüber 8 der beiden Eltern auf und deutet diese wohl mit Recht als zustande gekommen durch die Vereinigung einer Sexualzelle mit 8 und einer mit 16 Chromosomen, d. h. einer *gigas*-Rasse.

[1]) Wenn STOMPS (1919, S. 69) diese WINKLERschen „*gigas*"-Rassen denen von *Oenothera* noch nicht gleichstellen will, so scheint er uns die hauptsächlichen Ähnlichkeiten hinter unwichtige Abweichungen zurücktreten zu lassen. GATES sagte schon 1913b mit Recht, es sei schwer von einem Charakter bestimmt zu sagen, daß er letzthin nicht durch die erhöhten Chromosomenzahlen bedingt sei. Selbst die stärkere Frostempfindlichkeit der Riesen könne z. B. damit in Beziehung gebracht werden.

[2]) Wahrscheinlich gehören auch die Riesen von *Primula sinensis*, die KEEBLE (1912) untersuchte, hierher. Chromosomenzählungen werden freilich noch nicht gegeben.

Ferner berichtet DELAUNAY (1915), daß einmal bei *Muscari latifolium*, und ROSENBERG (1920, S. 322), daß einmal bei *Crepis Reuteriana* in einer Wurzel konstant die doppelte Zahl der Chromosomen zu zählen war und wohl zu einer Riesen-Rasse gehört hätte. Wie es dagegen mit *Avena barbata* steht, die mit 7 und mit 14 Chromosomen aufgefunden ist (KIHARA 1919b, 1921b), wissen wir noch nicht. Ebenso müssen wir noch nähere Mitteilungen über die „Hero“-Individuen von *Canna indica* abwarten, die KUWADA (1918, s. bei M. ISHIKAWA, vgl. oben S. 587) oder die von *Morus*, die OSAWA (1916, s. oben S. 552) aufgefunden hat. Die *Hyacinthus*-Rassen von DE MOL (1921) wie die Rosen TÄCKHOLMS (1920) sowie BLACKBURNS und HARRISONS (1921) sollen uns ebenso wie andere verschieden-chromosomige Rassen einzelner Pflanzen gleich unten näher beschäftigen. Wir werden dann aus dem Vergleich der Chromosomenzahlen nahe verwandter Rassen auf vorkommende Hero-Exemplare schließen dürfen.

Wir werden indes damit zu rechnen haben, daß nicht jedesmal der Riesenwuchs äußerlich klar in Erscheinung tritt. Wenigstens dürfte das schon jetzt aus dem Studium einiger Moose hervorgehen, die EL. und EM. MARCHAL (s. Lit. S. 601) apospor erzeugten. Sie sagten für die vegetativen Organe der bivalenten Rassen anfangs (1909, S. 1280): „une augmentation sensible des dimensions chez les individus aposporiques ne nous a pas frappés“, dagegen wären die Reproduktionsorgane entsprechend vergrößert. Später (1911, S. 772) modifizierten sie diese Angaben insofern, als sie bei den bivalenten *Amblystegium serpens*, *Barbula muralis* und *Funaria hygrometrica* konstatierten „que la taille et la vigueur surpassent notablement celles des premiers“ (scil. der univalenten Individuen). Das würde ungefähr, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei *Oenothera*, *Solanum*, *Primula* usw., mit dem übereinstimmen, was man auf Grund unserer obigen Ausführungen erwarten müßte[1]). Am sonderbarsten verhielt sich das bivalent gemachte *Phascum cuspidatum*, denn hier traten ganz neuartige Organe auf (S. 755). „Les caractères du *Phascum* aposporique sont tellement tranchés que celui qui n'en connaîtrait pas l'origine ne songeait certes pas à l'attribuer à son ascendant haploidique“. Als „*gigas*“ würde man die Rasse zunächst nicht bezeichnet haben. Sehr zu bedauern ist, daß sie steril bleibt.

Aber andererseits kann uns die hier und bei gewissen anderen aposporen Rassen beobachtete Sterilität auch gleich einen Fingerzeig dafür geben, daß sich die Chromosomenzahl „ungestraft“ nicht ins Übermaß anhäufen läßt. Von Interesse ist es dabei, daß diöcische Moose steril werden, monöcische dagegen fertil bleiben[2]).

Schädigungen werden sich schon deshalb schließlich einstellen müssen, weil offenbar die Größe der Zellen nicht beliebig gegenüber der

---

[1]) Auch die parthenogenetische *Chara crinita*, die nach A. ERNST (1917, 1918) die doppelte Chromosomenzahl der sexuellen Pflanzen hat, ist wenigstens kräftiger als diese, wenn sie auch nicht direkt als „Riese“ anzusprechen ist.

[2]) MORGAN (1919, S. 154) sagt dazu folgendes: „It may appear more or less plausible that the failure of the formes is due to failure in the reduction of the spores into two alternative types while in the latter case, since there are presumably no such types found, there is no conflict“ (vgl. unten Kap. 9d). „Some other difference would have to be appealed to be explain why the octoploid forms fail to develop.“

normalen heraufgesetzt werden darf[1]). Bei den innigen und mannigfachen Beziehungen, die zwischen dem Kern und den anderen Teilen der Zelle vorhanden sind (s. Kap. 4) und bei den Beziehungen, welche die Einzelzellen in einem Organ, ja in einem Individuum zur „Einheit" verbinden (DRIESCH 1909a, FITTING 1917, LUNDEGÅRDH 1921/22, S. 153) dürfen wir uns nicht darüber wundern, wenn für jede Species feste Grenzen vorliegen, die nicht wesentlich über-, aber auch nicht unterschritten werden dürfen[2]). So wären die Chromosomen, wie das H. WINKLER (1906, S. 266) aussprach, als Regulatoren der Zellgröße zu betrachten, und so könnten vom Organismus Chromosomenvermehrungen „benutzt" werden, um Zellen oder gar Gewebe von größeren Dimensionen herzustellen (s. z. B. H. WINKLER 1916, S. 490), vielleicht für die Zellen der Stärkescheide mit ihren größeren Stärkekörnern (vgl. oben S. 218, 514).

Schon bei *Spirogyra* konnten die vegetativen Abkömmlinge der diploiden Zellen zwar lange erhalten bleiben, aber manchmal (siehe z. B. GERASSIMOFF 1904a, S. 54) fand doch plötzlich ein Zerfall der Kerne statt, und es bildeten sich wenigstens Zellen mit mehreren Kernen. Noch sonderbarer war es, wenn künstlich tetraploid gemachte Zellen weiter kultiviert wurden. „Die Kerne translocieren sich aus dem Lumen der Zelle in die Wandschicht des Protoplasmas und bekommen das Aussehen langer, schmaler, geschlängelter Bänder mit einem oder einer größeren Zahl von gewöhnlich vakuolisierten Nucleolen. Eine solche Ausdehnung führt manchmal schon in der ersten Generation" (scil. vegetativen), „gewöhnlich aber in einer von den nachfolgenden die Kerne zum Zerfall in zwei oder eine größere Zahl von Fragmenten von gleicher oder ungleicher Größe." Und bald setzte dann eine allgemeine Zelldegeneration ein.

Ehe wir die Frage der Chromosomen-Verdoppelung verlassen, sei noch auf H. WINKLERS (1920, S. 165) Worte hingewiesen, daß Polyploidie sowohl durch Verdoppelung resp. Vervielfachung des ursprünglichen Chromosomensatzes hervorgegangen sein kann wie auch bei Zusammentreten zweier verschiedener Chromosomensätze. Zahlenmäßig wären solche „*gigas*"-Rassen[3]) einander gleich, genotypisch natürlich ungleich. H. WINKLER schlägt vor, die ersteren „homogenomatisch", die letzteren „heterogenomatisch" zu nennen, indem ein zusammengehöriger haploider Chromosomensatz für ihn ein „Genom" bedeutet. Je nach der Zahl der verschiedenen Genome, die bei der neuen Kombination mitwirken, unterscheidet er zwischen mono-, di-, tri-, polygenomatischen Organismen, „wobei es zunächst ganz gleichgültig ist, ob die Genome einander wesensgleich sind und sich aus derselben Anzahl von Chromosomen zusammensetzen oder aber verschiedene Zahlen umfassen".

[1]) Ob aber auch die Schwächlichkeit der Compositen-Species *Erigeron unalaschkensis* mit der hohen Chromosomenzahl in Zusammenhang zu bringen ist, erscheint mir noch sehr unsicher. HOLMGREN (1919) weist darauf hin, daß hier zwar gegenüber dem niedrig-chromosomigen *Er. eriocephalus* eine Kernvergrößerung vorhanden ist, aber die Art dabei „die niedrigste und zarteste von den schwedischen Vertreterinnen der *Uniflorus*-Gruppe" geworden ist.

[2]) Ausnahmen davon können offenbar nur bei Geweben vorkommen die bald degenerieren. Man erinnere sich z. B. der vielfachen Verschmelzungen der „Polkerne" in 16kernigen Embryosäcken und der Tatsache, daß die Endosperme hier stark pluriploid sind (vgl. oben S. 484).

[3]) Mutationen sind es natürlich nicht ohne weiteres. Will man noch einen Unterschied von anderen „Kombinationen" haben, so kann man hierfür ja den von JOLLOS (1921, S. 208) vorgeschlagenen Ausdruck: Kumulationen verwenden.

In gleichem Maße, wie infolge einer Verdoppelung der Chromosomenzahl Riesenwuchs resultiert, könnte auch infolge einer Halbierung Zwergwuchs auftreten. Selbstverständlich würde das nur dann möglich sein, wenn der haploide Chromosomensatz genügte, das Leben aufrecht zu erhalten. Denkbar wäre es ja, daß irgendwo infolge von Parthenogenese entstandene Individuen solch „echte" Zwerge — wir wollen sie „*Pygmaeus*-Rasse" (TISCHLER 1918d) nennen — ergeben. So zogen bereits im Anschluß an ähnliche Experimente bei Tieren, die zuerst von MORGAN (1895) mit Erfolg angestellt waren, H. WINKLER (1901) Pflänzchen aus unbefruchteten Eiern von *Cystosira barbata* und J. B. OVERTON (1913) solche von *Fucus vesiculosus*, freilich noch nicht bis zur Geschlechtsreife, auf[1]. Desgleichen darf der von GUILLIERMOND (1909c, S. 8, Sep.) beschriebene Fall über „Parthenogenese" bei *Eremascus fertilis* an dieser Stelle angeführt werden. Unterblieb nämlich hier die normale Kernfusion, so erhielt der nun haploid bleibende Ascus „des caractères particuliers; il est plus petit que les asques normaux résultant d'une conjugaison, et de plus, ses spores sont ordinairement réduites au nombre de quatre ou même à un chiffre inférieur à quatre". Manchmal entwickelten sich nur 1—2 Sporen und die übrigen abortierten früh. Wir hätten hier also wenigstens eine „*Pygmaeus*-Phase" innerhalb des Organismus.

Als zoologische Analoga könnten wir auf die Larven von *Bufo* verweisen, die G. HERTWIG (1913) oder *Triton*, die PAULA HERTWIG (1916) parthenogenetisch aufzogen[2], und vor allem wäre an die Erfahrungen O. HERTWIGS (1912, hier weitere Literatur) zu denken, der eine Weiterentwicklung der Eizellen unter dem Einfluß radiumbestrahlter und damit steril gewordener Spermatozoiden möglich gemacht hatte[3]. Aber man vergleiche die neuerliche Zusammenstellung PAULA HERTWIGS (1920, S. 151—156), aus der hervorgeht, daß alle diese Individuen nicht lebensfähig und noch nirgendwo bis zur Geschlechtsreife erzogen wären, demnach für Rassenbildung kein Ausgangsmaterial liefern könnten (s. a. HOVASSE 1920). Etwas anders ist die Sachlage vielleicht bei *Cyclops*. Wenigstens beschrieb hier CHAMBERS (1912a, b) in Nordamerika „Arten", wie *C. parcus* mit 3, *C. brevispinosus* mit nur 2 Haploidchromosomen, während die „Hauptart" *C. viridis* deren 6 besitzt (H. BRAUN 1909). Und CHAMBERS gibt ausdrücklich an, daß z. B. *C. parcus* halb so groß sei als *C. viridis*. Nur ist eben hier die neue Rasse nicht im Experiment entstanden, hat also keine solche Beweiskraft wie sie die zuvor erwähnten nicht lebenskräftigen Pygmäen haben würden. Man darf darum die Hoffnung nicht aufgeben, daß es in Zukunft glücken wird, Pygmäen willkürlich bis zur Geschlechtsreife

[1]) Vielleicht verhält sich auch *Ectocarpus tomentosus* ähnlich (KYLIN 1918, vgl. a. SHARP 1921, S. 314), bei dem sich auch die beweglichen Gameten ohne Conjugation weiterentwickeln können, andererseits aber ein Generationswechsel wohl vorhanden ist. Man erinnere sich ferner des oben (S. 596) erwähnten Falles für *Padina variegata* (WOLFE 1918): die hier durch Parthenogenese entstandenen haploiden Organismen konnten nicht ihre normale Entwicklung zurücklegen, trotzdem die Art selbst für gewöhnlich dies wohl vermag, sofern die Haploidie auf eine diploide Phase folgt.

[2]) Vgl. dazu auch GODLEWSKI (1914, S. 879ff.).

[3]) Vergleiche auch die Wirkungen der Radiumstrahlen auf die Kernsubstanzen, die KÖRNICKE (1905) und GAGER (1908) auffanden (vgl. oben S. 428/429).

kommen zu lassen, denn wir sind der gleichen Ansicht wie P. HERTWIG, daß nicht die zu kleine Chromosomenzahl, sondern gewisse damit meist verbundene andersartige Wechselwirkungen vom Kern auf das Cytoplasma und die ergastischen Stoffe („Dottersubstanzen“) die vorzeitigen Verkümmerungen bedingten[1]). Jedenfalls ist noch kein tatsächlicher Grund vorhanden, den Satz MASSARTS (1905) aufzugeben: „La moitié“ (scil. des chromosomes) „suffit, . . . on obtient néanmoins un individu complet, pourvu de tous ses organes“.

Außer einer genauen Verdoppelung oder Halbierung der Chromosomenzahl kennen wir aber nun auch Fälle, bei denen eine Rasse nur in einem oder in wenigen Chromosomen von der Hauptrasse differiert. Berücksichtigen wollen wir dabei zuerst wieder solche, die im Experiment vor unseren Augen entstanden. Und das ist bisher im großen zunächst bei *Oenothera*-Species gezeigt worden und zwar in erster Linie für *O. Lamarckiana*. Vergleichen wir unsere oben (S. 564 ff.) zusammengestellten Erfahrungen, so sehen wir eine reine Musterkarte von neuen Rassen, die „charakteristische“ Zahlen aufweisen.

Einmal wurde für die als „*lata*“ bezeichneten Rassen gezeigt, daß ein Extrachromosom vorhanden war (LUTZ 1912, GATES 1912), sodann folgte *semilata* (GATES 1913b)[2]), *incurvata* (GATES 1915a), später auch *scintillans* (HANCE 1918). Und man mußte schon aus zellmechanischen Gründen folgern, daß solche mit ungeraden Diploidzahlen versehenen Individuen bei Selbstbestäubung nicht „rein“ bleiben konnten. In unseren Fällen mußten ja Sexualzellen mit 7 und solche mit 8 Chromosomen entstehen. Dann konnten bei der Vereinigung die diploiden Zahlen 16, 15 und 14 resultieren. Im großen haben Miß LUTZ (1916, 1917a)[3]) und VAN OVEREEM (1921) den Zusammenhang zwischen jeweiliger Rasse und Chromosomenzahl erbracht und den Beweis geliefert, daß das für die Rasse Charakteristische durch eben die besondere Chromosomenkombination bedingt ist[4]). Gleichzeitig durften sie auch folgern, daß die Chromosomen qualitativ ungleichwertig sein müssen. Und nicht die Zahl allein, sondern das Vorhandensein bestimmter Chromosomen mußte so die Veranlassung für eine ganz bestimmte Rasse sein[5]).

[1]) Erschwerend wird dazu kommen, daß in haploiden Organismen offenbar gern auf regulativem Wege, z. B. durch Monasterbildung, oder durch vegetative Kernfusionen, die diploide Chromosomenzahl wiederhergestellt wird (P. HERTWIG 1916, 1920, GOLDSCHMIDT 1920c, PARMENTER 1920, NACHTSHEIM 1921, SHARP 1921, S. 319).

[2]) Zwar war auch für die „*albida*-Rassen“ von LUTZ schon 1908 das Vorhandensein eines Extrachromosoms erkannt, aber erst viel später (1917a) sah die Verf., daß dies hier „spezifisch“ war.

[3]) S. a. LUTZ (1917b). Hier macht die Verf. darauf aufmerksam, wo man bestimmt nach äußeren Charakteren auf die Existenz von Pflanzen mit abweichenden Chromosomen rechnen könne.

[4]) Es ist von Interesse, daß, noch bevor VAN OVEREEMs Publikation erschienen war, LEHMANN (1921a, S. 241) wegen der Inconstanz der Nachkommenschaft die ungleiche Chromosomenzahl (15 diploide) für *O. cana*, *pallescens*, *Lactuca* und *liquida* gefordert hatte. Noch nicht verificiert ist bis heute die Forderung des gleichen Autors nach 15 Chromosomen für *Oenothera biennis „Chicago“ var. saligna* und *Oenothera stenomeres var. lasiopetala*.

[5]) Dadurch erledigt sich auch der Einwand HERIBERT-NILSSONS (1915, S. 118), daß, wo wir dieselbe Chromosomenzahl, aber Typendifferenz haben, die cytologische Erklärung versagen solle.

Die Unregelmäßigkeiten bei der Chromosomen-Verteilung in den Reduktionsteilungen (vgl. oben S. 430 ff.), welche letzthin für das Auftreten der verschiedenen Chromosomenzahlen in den Gameten verantwortlich zu machen sind, waren durch vorherige Bastardisierung begünstigt[1]). Das ist uns im großen durch VAN OVEREEMS (1921) Arbeit klar geworden, das war aber schon vorher durch H. WINKLER bewiesen. Wenigstens hatte Herr Kollege WINKLER bereits im Jahre 1917 die Freundlichkeit, mir an den Nachkommen von Kreuzungen, die er zwischen *Solanum* und seinen *gigas*-Rassen angestellt hatte, ganz das nämliche zu demonstrieren, d. h. eine vielförmige Nachkommenschaft, von der er wußte, daß sie in den Chromosomenzahlen differierten. Publiziert freilich sind diese Erfahrungen erst viel später und auch hier nur „vorläufig" anläßlich eines Vortrags (1921; vgl. oben S. 452 und 570). Für uns ist jetzt schon von besonderem Interesse, daß während des vegetativen Lebens Chromosomen ausgemerzt werden können. Würde solches auch sonst vorkommen, wäre natürlich damit die Möglichkeit „vegetativer Mutanten" auf Grund von Chromosomenverschiedenheiten gegeben. Vielleicht ist solches auch der Fall bei apogamen Species, für die ja nach A. ERNST (1918) eine vorherige Bastardisierung wahrscheinlich ist. Ich denke da in erster Linie an die neuen Funde von OSTENFELD (1919, 1921) bezüglich seines *Hieracium rigidum*.

Doch kehren wir noch einmal zu den Oenotheren zurück. Es würde zu weit führen, alle die verschiedenchromosomigen Rassen in ihren äußeren Charakteren zu beschreiben und einander gegenüberzustellen. Nur einiges sei doch noch hervorgehoben. Auffallend ist z. B. im Hinblick auf die „breitblättrige" *Oenothera Lamarckiana lata*, daß eine andere Rasse (*vixifolia*) mit 15 Chromosomen gerade sehr schmale lineale Blätter hat (VAN OVEREEM 1921). Die Pflanzen ähnelten in der Rosette einer grasartigen Liliacee. „Die Blattspreite war ganz rudimentär, sie erschien nur als schmaler grüner Saum zu beiden Seiten des glänzend weißen Mittelnervs". Der Stengel war nur wenige Decimeter hoch; die Blüten hatten die Größe von *biennis*-Blüten, waren aber mehr glockenförmig. Leider waren die Pflanzen steril.

Und ebenso wie hier Rassen mit 15 Chromosomen in dem erheblich differieren, was anfangs gerade als das Kennzeichnende der 15-chromosomigen Individuen angesehen war, so können hochchromosomige Rassen durchaus keine Riesen darstellen. Eine Rasse mit 26 Chromosomen hatte z. B. nur einen niedrig bleibenden Hauptstengel, dafür eine stärkere Entwicklung der Seitenäste. Und weiterhin traten 2 Typen auf, die man wegen ihres Habitus „unter die schwachen Typen einreihen sollte, welche meistens eine niedrige Chromosomenzahl führen".

Was für *O. Lamarckiana* gilt, gilt im Prinzip ebenfalls für die anderen Oenotheren (man vergleiche wenigstens die Namen auf S. 567) und jedenfalls für alle Blütenpflanzen. Gleich DE MOL (1921) lieferte uns für *Hyacinthus*-Rassen (s. oben S. 583 ff.) ein weiteres Beispiel, bei dem wir einen deutlichen Zusammenhang zwischen Chromosomenzahlen und entsprechender Rasse feststellen können.

[1]) Es kann sich im einfachsten Falle um das Unterlassen einer Trennung der beiden Spalthälften eines Chromosoms resp. um ein Wandern beider nach einem Pol handeln (s. BRIDGES 1916 für *Drosophila*: „Non-Disjunction").

Hier kamen Kreuzungen zwischen Geschlechtszellen mit 8 und 16 resp. 12 und 24 Chromosomen in Betracht. Im großen und ganzen dürfte das gleiche wie bei *Oenothera* gelten, nur ließ sich noch besser wegen der verschiedenen Chromosomenformen feststellen, inwiefern die betreffenden Genome jedesmal verändert waren (s. a. Kap. 9c).

Das schönste Beispiel aher, das wir überhaupt kennen, bezieht sich m. E. auf *Datura Stramonium*. Die Art hat 12 Chromosomen (s. oben S. 571). BLAKESLEE, BELLING und FARNHAM 1920 (s. a. BLAKESLEE 1921a, b) stellten nun fest, daß gelegentlich durch „Non-Disjunction" auch solche mit 13 Chromosomen sich bilden können. Diese sind voll befruchtungstüchtig. Tritt nun eine Gamete mit 12 und eine anomale mit 13 Chromosomen im Geschlechtsakte zusammen, so bekommt man Individuen mit 25 Chromosomen, die das Aussehen von „Mutanten" haben. Wir führten sie in unserer Chromosomenliste auf. Aber das Interessante ist, daß es gerade zwölferlei solche neuen Formen und nicht mehr waren. Das Nächstliegende ist es da anzunehmen, daß der Reihe nach jedes der 12 Chromosomen das überzählige sein konnte, und dadurch dessen spezifischer Einfluß das Aussehen des betreffenden Exemplars bestimmte. In sehr verschiedenem Maße sind nun die 12 neuen Rassen fortpflanzungsfähig. Es betrug der Prozentsatz an schlechtem Pollen, der also durch die Einführung des überzähligen Chromosoms in das Genom taub geworden war, für

var. Globe	7,9 %
var. Poinsettia	12,9 „
var. „ *wiry*	9,3 „
var. Cocklebur	18,3 „
var. Ilex	12,2 „
var. Mutilated	20,7 „
var. Sugar loaf	16,1 „
var. Rolled	8,4 „
var. Reduced	10,7 „
var. Buckling	10,4 „
var. Glossy	18,0 „
var. Microcarpic	12,8 „
var. Spinach	20,7 „

Das bedeutet aber, daß sich im „Kampf ums Dasein" die einzelnen neuen Rassen verschieden stark behaupten werden. Der Zusammenhang nicht nur der Chromosomenzahl, sondern auch einer bestimmten Chromosomengarnitur, mit dem Auftreten der verschiedenen Rassen ist damit aufs klarste erwiesen [1]).

[1]) Sehr dankbar dürften für die gleiche Frage auch die *Triticum*-Kreuzungen werden, die KIHARA (s. besonders 1921a) cytologisch untersuchte. Er fand schon in den F_2, F_3 und F_4-Generationen eine außerordentliche Variabilität der Chromosomenzahl, aber dabei Constanz für jedes Individuum. Nur werden noch keine genauen Beziehungen zu dem Außenmerkmal angegeben.

Ferner sind sicherlich die *Rosa*-Hybriden sehr günstig hierfür, soweit sich nicht Apogamie eingestellt hat (s. oben S. 558 ff. und weiter unten). Eine sonst nicht weiter erwähnte „Rasse" sei hier besonders genannt. Es handelt sich um *Rosa pimpinellifolia* mit 15 anstatt den gewohnten 14 Chromosomen. Die Pflanzen waren im Gegensatz zur Norm steril und zeigten einen niedrigen Wuchs (BLACKBURN und HARRISON 1921).

Hier werden wir auch am besten uns an TH. BOVERIS (1914b) geistvolle Hypothese zu erinnern haben, wonach infolge einer „abnormen" Erhöhung der Chromosomenzahl das Wachstum der Zelle in andere als die gewohnten Bahnen geleitet, mit der „falschen" Chromosomen- aber auch eine „falsche" Stoff-Kombination verbunden ist, wie das bei carcinomatischen Erkrankungen der Tiere und des Menschen der Fall sein kann. BAUR (1915) meint dazu, daß diese Auffassung „so sehr viel für sich" habe, „daß man sie heute als die am besten begründete Theorie von der Natur der bösartigen Geschwülste ansehen muß" (vgl. dazu auch P. ERNST 1915, S. 306ff., STOMPS 1915, A. ERNST 1918, S. 331ff.). Im Pflanzenreich haben wir etwas Ähnliches mit Sicherheit noch nicht. Höchstens könnten wir an die Wucherungen denken, die *Bacillus tumefaciens* auf *Beta* ausübt. E. F. SMITH (1912) meint, daß das Bakterium hier eine besondere Wirkung auf den Zellkern ausüben könne, so daß er sich unregelmäßig teile. Oft könnten auch zwei oder mehr Nuclei in eine Zelle zu liegen kommen. Würden diese ganz oder mit wenigen „überzähligen" Chromosomen fusionieren, so wären die Beziehungen zu TH. BOVERIS Daten gegeben (vgl. auch KÜSTER 1916, S. 261ff.).

Sonst kenne ich keine sicheren Fälle im Pflanzenreich, die „spontan" eine Chromosomen- und gleichzeitig eine Rassen-Veränderung zeigen (s. oben S. 523ff.). Ob der Fall, den TOURNOIS (1914, S. 79) für *Humulus Lupulus* beschreibt, hierher gehört, erscheint wohl noch fraglich. Hier wurden nämlich einmal in einem Exemplar 15 an Stelle der normalen 10 Chromosomen gefunden, und gleichzeitig war eine andere Ausprägung der Außenmerkmale zu konstatieren, nämlich eine Umformung der Staubblätter verbunden mit Auftreten von Lupulindrüsen. „On remarque une abondance insolite de glandes à lupuline dans le sillon dorsal des étamines. Au lieu de quelques glandes isolées et vides, tout l'espace compris entre les deux sacs polliniques externes est comblé par des glandes remplies de lupuline, ce qui donne même aux fleurs un aspect jaune brillant."

Wohl aber können wir verwandte Rassen und Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen vergleichen und untersuchen, inwieweit das Charakteristische an jeder mit der Veränderung der Zahl in Verbindung gebracht werden könnte. Hier wird also ein spekulatives Element einsetzen, das, ohne sehr starke Kritik angewendet, leicht auf recht schwankenden Boden führen dürfte. Trotzdem möchte ich näher darauf zu sprechen kommen. Denn nur so werden wir evtl. Arten herausfinden, bei denen wir mit Aussicht auf Erfolg werden experimentieren können. Als Fehlerquelle werden wir uns immer vor Augen halten müssen, daß gelegentlich die „neue" Zahl nur auf einem Zerfall der Chromosomen in ihre Chromomeren beruhen kann.

Bei der Vergleichung von Arten oder Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen und deren äußeren Merkmalen ist die Zoologie der Botanik vorangeschritten. H. BRAUN (1907, 1909) und MATSCHEK (1910), zwei Schüler von HAECKER, hatten festgestellt, daß bei der Crustaceengattung *Cyclops*, die uns oben (S. 603) schon einmal beschäftigte, die einzelnen einheimischen Species sich durch sehr verschiedene Chromosomenzahlen auszeichnen. Und BRAUN (1909, S. 178) sagte direkt: „Es zeigt sich also, daß bei den Cyclopiden parallel mit

der stufenweisen Umbildung einzelner Organe (sowie der einzelnen Füßchensegmente) auch eine Abnahme der Chromosomenzahl geht, daß die höchstentwickelten Formen die größte, die am meisten spezialisierten Arten die kleinste Chromosomenzahl aufweisen. Da nahverwandte Arten die gleiche oder eine nur wenig verschiedene Chromosomenzahl aufweisen, so läßt sich bei den Cyclopiden die Chromosomenzahl zusammen mit charakteristischen morphologischen Merkmalen zu einer systématischen Einteilung und zur Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse verwenden." KORNHAUSRR (1915) hat dann in BOVERIS Institut die Klassifikation der ganzen Familie mit Rücksicht auf die Chromosomenverhältnisse durchgeführt. Wenn auch MATSCHEK, der selbst so wesentlichen Anteil an der Erforschung der Copepoden-Karyologie hat, sich sehr skeptisch zu einer Verknüpfung seiner Resultate mit systematischen Gesichtspunkten stellt, so beabsichtigt sein Lehrer HAECKER doch gerade an dieser Gruppe auch experimentelle Erblichkeitsstudien treiben zu lassen, um zu sehen, welche Beziehungen sich dabei zur Chromosomenforschung finden [1]).

Auch von anderer zoologischer Seite sind ziemlich zur gleichen Zeit ähnliche Spekulationen versucht worden. Ich erwähne hier besonders MONTGOMERY (1910), der die in den Chromosomenzahlen vorkommenden „Variationen" bei der Hemiptere *Euschistus* als Anzeichen dafür nimmt, daß sich genanntes Insekt „in a period of species formation" befinde. Von ganz besonderem Interesse ist dabei die Tatsache, daß die am besten und die am schlechtesten ernährten Zellen am meisten solche Chromosomen„varietäten" erkennen lassen.

GATES (1916) hat nun in einem beachtenswerten Aufsatz auf eine Reihe von pflanzlichen „pairs of species" aufmerksam gemacht, die karyologische Untersuchung verdienen. So ist die „tetraploide" *Spiranthes cernua* viel variabler als die diploide *Sp. gracilis* und „the increased variation . . . is probably concerned with new distributions of the quadruple chromosome series in meiosis" (S. 180). Ähnlich verhält sich vielleicht auch *Majanthemum dilatatum* zu *M. canadense*. Wir möchten darauf hinweisen, daß noch andere „gute Species" wie *Tropaeolum maius* und *minus* wohl in die gleiche Kategorie zu rechnen sind. Oft wird es sich vielleicht auch nur um andere Chromosomen-Verteilung in derselben Zahl handeln. Planmäßige Verbindung der Cytologie mit der Systematik liegt aber im allgemeinen noch nicht vor. Solche schöne Arbeiten, wie sie TÄCKHOLM (1920) sowie BLACKBURN und HARRISON (1921) für die Gattung *Rosa* anstellten, werden da sicherlich sehr anfeuernd wirken. Schon jetzt dürfen wir sagen, daß die Angehörigen einer Sektion der Systematiker, nämlich der Gruppe der „caninae", durchweg als Bastarde erkannt sind, und zwar als Hybriden, bei denen vorläufig der eine der Eltern mit der hohen Chromosomenzahl ($x = 28$, $x = 35$) noch nirgendwo aufgefunden ist (vgl. oben S. 558ff.).

Ferner sei an die Forschungen SAKAMURAS (1918) und KIHARAS (1919a) an *Triticum* erinnert (vgl. oben S. 579ff.). Sie bewiesen für diese Gattung, daß die von SCHULZ (1913) aufgestellten drei phylogenetischen Reihen („Einkorn"-, „Emmer"- und „Dinkel"-Reihe) sich

[1]) Vgl. ferner die Zusammenstellung der Chromosomenzahlen bei HARVEY (1916, S. 7—12).

auch cytologisch unterscheiden ließen. Die erste ist als haploid, die zweite als diploid, die dritte als triploid in ihren Gametophyten anzusehen. Ganz die gleichen Zusammenhänge der in jeder Reihe vereinigten Species waren auch von phytopathologischer (WAWILOFF 1913, 1915) sowie serologischer (ZADE 1914) und züchterischer (E. v. TSCHERMAK 1914) Seite nachgewiesen worden (vgl. ferner SAKAMURA 1920, S. 183).

Wir wollen hoffen, daß in Zukunft sich noch viele ähnliche Beziehungen auffinden lassen. Denn wir beobachten ja nur zu oft, daß in ein und derselben Gattung die Spezies verschiedene Chromosomenzahlen haben, oder daß zwei von den Systematikern als nah verwandt betrachtete Gattungen die gleichen Differenzen aufweisen. HAECKER (1899, S. 53, 1904a, S. 233, 1907, S. 66) machte wiederholt darauf aufmerksam, daß die Chromosomen so häufig zwei einfachen Zahlenreihen, dem „Zweiersystem" (der „BOVERIschen Reihe"): 1, 2, 4, 8, 16[1]) und dem gemischten „Zweier- und Dreiersystem": 3, 6, 9, 12 angehören. Man vergleiche für botanische Beispiele auch die diesbezüglichen Betrachtungen von WINGE (1917) und DE MOL (1921).

Im nachfolgenden seien aus unserer oben gegebenen Liste alle jene Fälle zusammengestellt, in denen bisher in einer Species resp. in einer Gattung differente Chromosomenzahlen aufgefunden wurden. Wir werden daraus ersehen können, daß neben den einfachen von HAECKER genannten Beziehungen auch öfters andere Zahlen sich einfinden[2]). Die experimentell erhaltenen Individuen bei *Oenothera*, *Solanum*, *Datura* und den Laubmoosen, von denen wir oben sprachen, sind hier ebenso ausgelassen, wie „*Gigas*"- und „*Hero*"-Rassen.

I. Liste der Species, bei denen in einzelnen Individuen oder Rassen Verschiedenheiten bez. der Chromosomenzahl konstatiert sind.

Spirogyra triformis . . .	mit	6 u. 12 Chrom.[3])
Polytoma uvella	„	4, 6, 8 Chrom.[4])
Cladophora glomerata . .	„	15—16 u. >30 Chrom.[5])
Chara crinita	„	12 u. 24 Chrom.
Fucus vesiculosus . . .	„	14—15 u. 32 Chrom.[6])
Spongospora subterranea (= *Solani*)	„	4 u. 8 Chrom.[7])
Pyronema confluens . .	„	5 u. (10—)12 Chrom.[8])
Peltigera canina	„	2 u. 4 Chrom.[9])
Dryopteris filix mas . .	„	wohl noch nicht ganz geklärten Zahlen (s. oben S. 547)
Scolopendrium vulgare . .	„	32 u. ca. 70—100 Chrom.
Athyrium filix femina .	„	38—40, ca. 42, ca. 45, ca. 50 Chrom.
Pteris tremula	„	32 u. (65?) Chrom.[10])

[1]) HAECKER selbst schreibt, wie das bei den Zoologen üblich ist, die diploiden, nicht wie wir die haploiden Zahlen.

[2]) Die einander entgegenstehenden Auffassungen bei Mucoraceen und Basidiomyceten habe ich dabei hier nicht in Rechnung gezogen. Es handelt sich da wohl um Zählungen, von denen nur eine richtig ist.

[3]) Vgl. Anm. 1 auf S. 532.
[4]) Vgl. Anm. 1 auf S. 533.
[5]) Vgl. Anm. 6 auf S. 533.
[6]) Vgl. Anm. 6 auf S. 534.
[7]) Vgl. Anm. 1 auf S. 536.
[8]) Vgl. Anm. 1 auf S. 538.
[9]) Vgl. Anm. 1 auf S. 540.
[10]) Vgl. Anm. 5 auf S. 548.

Salvinia natans	mit 4 u. 8 Chrom.[1])
Juniperus communis . .	„ 11 u. 12 Chrom.
Piper subpeltatum . . .	„ 12 u. ca. 20 Chrom.[2])
Morus alba	„ 14 u. 21 Chrom.
Nymphaea alba	„ 32 u. 48 „ [3])
Chelidonium maius . . .	„ 6 u. 8 „ [4])
Rosa cinnamomea . . .	„ 7 u. 14 „
„ *Fendleri*	„ 7 u. 21 „
„ *Nutkana*	„ 7 u. 21 „
„ *centifolia*	„ 7 u. 14 „
„ *acicularis*	„ 14 u. 21 „
„ *Moyesii*	„ 14 u. 21 „
„ *setipoda*	„ 14 u. 21 „
Viola Patrini	„ 24 u. 36 „
Primula floribunda u. *verticillata* resp. die Hybriden	„ 9 u. 18 „ [5])
Plantago maior	„ 6 u. 12 „
Ligularia tussilaginea . .	„ 30 u. 30—31 Chrom.
Aponogeton distachyus . .	„ 8 u. 16 Chrom.[6])
Zea Mays	„ wechselnd zwischen 9—12 Chrom.
Avena barbata	„ 7 u. 14 Chrom.[7])
Zantedeschia aethiopica .	„ 12 u. (16) „ [8])
Hyacinthus orientalis . .	„ 8 u. 12 „ [9])
Muscari latifolium . . .	„ 9 u. 18 „
Musa sapientium . . .	„ 8, 11—12, 16, 24 Chrom.[10])

Dazu kämen noch manche Pflanzen, die karyologisch als Hybriden zu betrachten sind, z. B. bei *Rosa* oder den Compositen (vgl. auch die Ausführungen weiter oben).

II. Liste der Gattungen, bei denen in einzelnen Species Verschiedenheiten der Chromosomenzahl konstatiert sind.

Euglena	mit 12—15, ca. 25—30, >30, 35—40, >50, ca. 100 Chrom.
Trachelomonas	„ ca. 15, 15—20, ca. 30 Chrom.
Zygnema	„ 12, 14, 30—40 Chrom.
Spirogyra	„ 4, 5, 6, 8—10, 10—12, 12, ca. 14, ca. 24 Chrom.
Chlamydomonas	„ 10, ca. 12, ca. 30 Chrom.
Hydrodictyon	„ 10 u. 18 Chrom.
Chara	„ 12, 16, 16—18, 24 Chrom.
Fucus	„ 14—15 (resp. 16), 16, 32 Chrom.
Synchytrium	„ 4 u. 5 Chrom.
Urophlyctis	„ 4 u. 5 „
Albugo	„ 4—5, 6, 16 Chrom.

[1]) Vgl. Anm. 3 auf S. 549.
[2]) Vgl. Anm. 2 auf S. 552.
[3]) Vgl. Anm. 5 auf S. 554.
[4]) Vgl. Anm. 1 auf S. 556.
[5]) Vgl. Anm. 1 u. 2 auf S. 569.
[6]) Vgl. Anm. 2 auf S. 578.
[7]) Vgl. S. 579.
[8]) Vgl. Anm. 4 auf S. 580.
[9]) Vgl. S. 583.
[10]) Vgl. S. 586.

Pythium . . . . . . mit 6—8 u. 8 Chrom.
Microsphaera . . . . . „ 4 u. 8 Chrom.
Lachnea . . . . . . „ 4, 5, 6—7, 8 Chrom.
Peziza . . . . „ 8 u. 16 Chrom.
Otidea . . . . „ 4 u. 8 „
Ascobolus . . . . . . „ 8 u. 16 „
Tomentella . . . . . . „ 4 u. 4—6 „
Craterellus . . . . . . „ 2 u. 3—4 „
Riccia . . . . „ 4, 7—8, 8 „
Pallavicinia . . . . . „ 4 u. 8 „
Fossombronia . . . . . „ ca. 4 u. 8 „
Mnium . . . . „ 6 (12) u. 8 „
Catharinaea . . . . . „ 8 u. 16—17 „
Amblystegium . . . . . „ 12 u. 24 „
Dryopteris . . . . . . „ sehr wechselnden, wohl noch nicht ganz geklärten Chromosomen (vgl. oben S. 547/48)
Pteris . . . . „ 26 u. 32 Chrom.
Polypodium . . . . . „ 34 u. ca. 90 Chrom.
Osmunda . . . . . . „ 20 u. 22 Chrom.
Equisetum . . . . . . „ ca. 45—50 u. ca. 115 Chrom.
Taxus . . . . „ 8 u. 12 Chrom.
Araucaria . . . . . . „ 8 u. ca. 12 Chrom.
Sequoia . . . . „ 12 u. 16 Chrom.[1])
Callitris . . . . . . „ 6, 8—10 u. 12 Chrom.
Ephedra . . . . „ (8) u. 12 Chrom.[2])
Piper . . . . „ 12 (resp. 20) u. 16 Chrom.
Peperomia . . . . . . „ 8, 10—12, 12, 12—14 Chrom.
Morus . . . . „ 14 u. 21 Chrom.
Aristolochia . . . . . „ 7 u. 14 Chrom.
Rumex . . . . „ 8, 12, 16, ca. 24, 32, ca. 40 Chrom.
Chenopodium . . . . . „ 9 u. 18 Chrom.
Atriplex . . . . . . „ 9 u. 18 „
Paeonia . . . . „ 8 u. 12 „
Anemone . . . . . . „ 8 u. 12 „
Thalictrum . . . . . . „ 12 u. 24 „
Magnolia . . . . . . „ 19, ca. 40, ca. 45, ca. 48, ⟩50, 57 (?) Chrom.
Calycanthus . . . . . „ 10 u. 12 Chrom.
Papaver . . . . „ 7, 11, 21 „
Brassica . . . . . . „ 10 u. 16 „
Drosera . . . . „ 10 u. 20 „
Saxifraga . . . . . . „ 15 u. ⟩30 „
Ribes . . . . „ 10 u. 12 „
Potentilla . . . . . . „ 8 u. 16 „
Alchimilla . . . . . . „ 16 u. 32 „
Rosa . . . . 7, 14, 21 (28, 35) Chrom.[3])

[1]) Vgl. Anm. 4 auf S. 551.
[2]) Vgl. Anm. 7 auf S. 551.
[3]) Vgl. S. 558 ff.

Vicia . . . . mit 6, 7, 12 Chrom.
Epirrhizanthes „ 11 u. 24 „
Euphorbia . „ 6, ca. 8, 10, 12 Chrom.
Staphylea „ 12 u. ca. 36 Chrom.
Acer . „ 11, 13, 26, ca. 36, ca. 54, ca. 72 Chrom.
Impatiens „ 7 u. 12 Chrom.
Gossypium . „ 20 u. 28 Chrom.
Viola . „ 6, 10, 12, 13, 15, 17, 24, 36 (?) Chrom.
Daphne . „ 9 u. 14 Chrom.
Wikstroemia „ 9 u. 26 „
Cornus „ 8—9 u. 11—12 Chrom.
Primula „ 9, 11, 12, 18, 24 Chrom.
Diospyros „ 28 u. >30 Chrom.
Gentiana „ 21 u. ca. 40 Chrom.
Asclepias „ ca. 5, ca. 8, 12 Chrom.
Myosotis „ 18—20 u. ca. 30 Chrom.
Verbena . „ 4 u. 6 Chrom.
Solanum „ 12, 14—16, 18 (?), 24, 36, 72 Chrom.
Digitalis „ 24 u. 48 Chrom.
Valeriana „ 16, 24, 32 Chrom.
Plantago „ 6 u. 12 „
Bryonia . „ 10 u. 12 „
Campanula . „ 8, 10 u. 20 Chrom.
Eupatorium „ 10, 17, $\frac{51}{2}$ Chrom.
Erigeron „ 9, 13, 13—14, 16—17, 18, 26 (27), 27 Chrom.
Antennaria „ ca. 13 u. (24)—26 Chrom.
Dahlia „ 16 u. 32 Chrom.
Chrysanthemum „ 9, 18, 27, 36, 45 Chrom.
Senecio . „ 5, 10, 19 Chrom.
Calendula „ 14 u. 16 „
Lampsana . „ 8 u. 22 „
Crepis „ 3, 4, 5, 6, 8, 9, 21 Chrom.
Hieracium . „ 7, 9, 18, 21 Chrom.
Taraxacum „ 8, ca. 13, 13—15, ca. 20 Chrom.
Lactuca . „ 5, 7—8, 8, 9, 11—12, 24 Chrom.
Najas . „ 6 u. 8—12 Chrom.
Sciaphila „ ca. 12 u. 24 Chrom.
Andropogon „ 10 u. 34 Chrom.
Avena „ 7, 14, 21 „
Triticum „ 7, 14, 21 „
Carex . . . „ 8, 16, 24 (25), 32, ca. 37, ca. 52 Chrom.
Chamaedorea „ 6—7 u. 13 (12—14) Chrom.
Arisaema „ 13 u. 16 Chrom.
Allium „ 7 u. 8 Chrom.
Hyacinthus „ 4, 8, 12 Chrom.
Scilla . „ 8 u. 10 „
Muscari . „ 9, 18—19, ca. 22, 24 Chrom.
Yucca „ 25, 25—27, 27—28 Chrom.

Smilacina	mit	12, 14, 24 Chrom.
Musa	„	8, 11, 12, 11—12, 16, 24 Chrom.[1])
Maranta	„	12 u. 16 Chrom.
Burmannia	„	12, 20—22, 32—36 Chrom.
Paphiopedilum	„	ca. 12 u. 16 (evtl. 8—9) Chrom.[2])
Spiranthes	„	12, 15, 30 Chrom.

Es gibt also im Pflanzenreich offenbar Gruppen mit sehr stabilen und solche mit sehr variablen Chromosomenzahlen. Von mancher Seite ist schon darauf hingewiesen worden, daß erstere, wie z. B. die Gymnospermen mit ihren fast durchweg vorhandenen 12 Chromosomen, sich gegenwärtig kaum in einer „Periode der Artbildung" befinden dürften (s. z. B. Fujii 1910), während die zweite Gruppe sich sicherlich mit Hilfe des Experiments zur Aufhellung descendenztheoretischer Probleme wird heranziehen lassen. Hier interessieren uns besonders die Compositen, deren karyologisches Studium namentlich von japanischen und schwedischen Forschern eifrig betrieben wird.

Wir haben bereits oben kennen gelernt, daß in der Bastardisierung zweier Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen reiche Möglichkeiten für die Hervorbringung von Individuen, Rassen oder gar Species mit „charakteristischen" Chromosomenzahlen gegeben sind. Und allein die Tatsache, daß in einer Sexualzelle sich eine „*gigas*"-Zahl einstellen kann und diese mit einer normalen oder einer gleich veränderten zu einem „*Hero*"- oder einem „*gigas*"-Individuum wurde, erlaubt recht variable Chromosomenzahlen abzuleiten.

A. Ernst (1917, 1918), Winge (1917), Rosenberg (1917), Holmgren (1919), Täckholm (1920), Blackman u. Harrison (1921) sowie H. Winkler (1921) haben nun höchst interessante Versuche gemacht, die Artbildung durch Bastardisierung sicherzustellen. Wir wissen, daß während des vegetativen Lebens die im Copulationsakt zusammengetretenen beiderelterlichen Chromosomen unabhängig voneinander bleiben und erst im Augenblick der Prophase bei der Reduktionsteilung je zwei und zwei ein bivalentes Paar bilden. Das ließ auf eine besondere Form der Anziehung schließen. Wenn diese bei zwei Species, die einander nicht sehr nahe stehen, zu schwach ausfällt, so unterbleibt eine Verkoppelung der Chromosomen, und die vegetative Zahl kann sich auch in den Gametophyten erhalten. In dem Abschnitt über unregelmäßige Mitosen (s. oben S. 447 ff.) haben wir dafür ja einige tatsächliche Beispiele kennen gelernt. So konnten nicht nur Pollenkörner sondern auch Embryosäcke diploid bleiben. Freilich war dann meist die Befruchtung ausgeschaltet und Parthenogenesis (resp. „Ooapogamie") setzte ein. Dadurch blieb natürlich die Chromosomenzahl die alte. Aber — und hier beginnt die Hypothese — es kann vielleicht auch einmal eine Vereinigung einer diploiden ♂ und einer diploiden ♀ Sexualzelle möglich werden. Dann würde in F_1 der Hybriden die Cromosomenzahl gegen die der Eltern verdoppelt sein und wir hätten — vorausgesetzt daß irgendwie Constanz denkbar wäre — eine bivalente Species. Ist nur eine der beiden Gameten diploid, die zweite haploid, müßte natürlich die neue Chromosomenzahl in der Mitte der beiden alten stehen.

[1]) Vgl. Anm. 5 auf S. 586.
[2]) Vgl. Anm. 5 auf S. 587.

WINGE (1917, S. 203) stellte diese Möglichkeit, die er als „Pathozygotie“ bezeichnet, in folgendem Schema dar, wobei er als Beispiel ein *Chrysanthemum* mit 9 haploiden Chromosomen (cfr. TAHARA 1915a, 1921) wählt (s. S. 574/75).

Eltern	A	B	C
x	9a	9b	9c
Primäre Zygote und F_1	9a+9b		
Wegen ausgebliebener Reduktionsteilung in F_2	= 2 (9a+9b)		
Hier Reduktionsteilung für Gameten	9a+9b	=	neue Art D mit 18 Chromosomen
	9a+9b+9c		
Wieder in F_2	= 2 (9a+9b+9c)		
Nach Reduktion	= 9a+9b+9c	=	neue Art E mit 27 Chrom. usw.

Im Grunde decken sich auch die Vorstellungen der anderen genannten Autoren mit diesem Schema, wenn auch gelegentlich (z. B. ROSENBERG 1917, S. 196) darauf hingewiesen wird, daß noch andere Ursachen der Chromosomenverdopplung möglich seien[1]).

So könnten z. B. folgende Reihen zustande gekommen sein:

8, 12, 16, 24, 32, 40	für	*Rumex*
7, 14, 21, (28, 35)	„	*Rosa*
36, 54, 72	„	*Acer*
6, 12, 24, 36	„	*Viola*
9, 12, 18, 24	„	*Primula*
12, 18, (24), 36, (72)	„	*Solanum*
16, 24, 32	„	*Valeriana*
9, 18, 27, 36, 45	„	*Chrysanthemum*
9, 18, 27	„	*Erigeron*
7, 14, 21	„	*Avena* u. *Triticum*
8, 16, 24, 32	„	*Carex*
4, 8, 12	„	*Hyacinthus*
8, 12, 16, 24	„	*Musa*

[1]) Vgl. z. B. oben die Angaben für *Oenothera*, wo gelegentliche „plötzliche“ Diploidie der Gameten anzunehmen ist; ferner KUSANO (1915), der bei *Gastrodia elata* neben normalen haploiden Eiern auch diploide sah. Diese waren hier allerdings nicht entwicklungsfähig.

Von großem Interesse ist es auch, daß G. und P. HERTWIG (1920) kürzlich ein Beispiel für Triploidie im Tierreich gefunden haben. Die Eizellen bei *Rana esculenta* erwiesen sich nämlich bei einem bestimmten Individuum als diploid, die Embryonen waren infolgedessen nach erfolgter Besamung triploid. Die Verf. halten auch die Bastardhypothese für möglich. Es sollen hier die *Rana*-Weibchen aus zwei sehr entfernten Linien entstanden sein. Uns würde es sehr verwunderlich erscheinen, wenn dabei die Chromosomen so geringe Anziehungskraft aufeinander ausgeübt hätten. Denn es handelt sich doch schließlich bestenfalls um Linien innerhalb einer guten Art.

Besonders beweisend sind die Fälle, in denen die Chromosomenzahlen ungerade sind und die „Zwischenrassen" also nicht durchweg die gleiche Zahl behalten können. So war's z. B. bei *Oenothera*, *Erigeron* oder *Hieracium* (vgl. oben S. 604 ff., 612). Und es müßten Rassen mit einem „unter-" resp. einem „überzähligen" Chromosom resultieren. Die *Oenothera*-Reihe könnte lauten: 7, 10, 11, 14, 17, 18, 20, 21, 22 usw. Desgleichen, wenn, wie bei einigen Compositen 9. die „Grundzahl" ist: 9, 13, 14, 18, 22, 23, 26, 27, 28 . . .

Nun wissen wir ja, daß außerdem noch zahlreiche Unregelmäßigkeiten bei der Tetradenteilung vorhanden sind, insbesondere in jenen Fällen, bei denen uni- und bivalente Chromosomen während der heterotypen Prophase verteilt werden. Im Extrem konnten nach TÄCKHOLM (1920) sogar dadurch die ♂ und die ♀ Sexualzellen eines und desselben Individuums mit sehr verschiedenen Chromosomenzahlen ausgestattet werden (so bei *Rosa* mit 7 und 28 Chromosomen!). Und damit haben wir einen Weg gefunden, auf dem jede nur denkbare Zahlenreihe erklärt werden könnte, somit auch solche wie die von *Crepis* oder *Lactuca*.

Selten ist es jedenfalls, daß bei verstärkter polyploider Anhäufung von Chromosomen alle in eine regelmäßige Kernspindel einbezogen werden, und so der Ausgangspunkt für eine neue Art geschaffen wird. Aber noch aus neuester Zeit kennen wir einen Fall, in dem das sogar bei Hexaploidie möglich ist. Es handelt sich um *Rosa Sabini* (BLACKBURN u. HARRISON 1921; vgl. oben S. 559, Anm. 1 und S. 561). Während hier für gewöhnlich sehr unregelmäßige allotype Mitosen anzutreffen sind, wurde einmal eine Riesen-Spindel angetroffen, „involving the whole of the split univalents and bivalents . . . Had development been allowed to proceed, resulting in a functional pollen grain, we should have had a gamete possessing all the necessary qualifications for producing a new plant, orthoploid in the chromosome number, but with a complement much higher than those of the plants from which it was generated".

Wenn durch derartige Kreuzungen nicht eine noch größere Vielförmigkeit in der Gattung hervorgeht, als wir sie tatsächlich beobachten, so ist daran in erster Linie die schon erwähnte Eigentümlichkeit schuld, daß eine Befruchtung einer diploiden Eizelle mit einem haploiden oder diploiden ♂ Kern oft nicht mehr möglich ist und der ♀ Gamet parthenogenetisch („ooapogam") auswächst. A. ERNST (1917, 1918) hat ja sogar die Lehre ausgesprochen, daß fast überall, wo ein Geschlechtsverlust im Pflanzenreich vorliegt, dies letzthin auf eine stattgehabte Bastardisierung zurückzuführen sei. Das geht wohl zu weit und ist auch von H. WINKLER (1920) eingehend zurückgewiesen[1].

Darum dürfen wir indes nicht blind dafür sein, daß in vielen Fällen das Raisonnement von A. ERNST eine gute Arbeitshypothese ergibt. Schon jetzt dürften m. E. dafür verwendet werden:

1. die von FARMER u. DIGBY (1907) studierten oben genannten (S. 547 ff.) Farnrassen. Bei *Dryopteris filix mas* und *Scolopendrium*

[1]) Es ist sogar nach diesem Autor unwahrscheinlich, daß die Erklärung von A. ERNST für sein Ausgangsmaterial, die parthenogenetische *Chara crinita*, gelte. Vor allem gab aber eine eingehende Untersuchung der Fälle von Parthenogenesis, die im Tierreich vorkommen, H. WINKLER die absolute Gewißheit, daß einseitiges Heranziehen der A. ERNSTschen Hypothese ganz sicher auf Irrwege führen müsse.

vulgare existieren sie anscheinend nur in der Gamophase, bei *Athyrium filix femina* nur in der Zygophase. Die von YAMANOUCHI (1907, 1908a—c) cytologisch untersuchte *Dryopteris mollis* kann gleichfalls beide Generationen „haploid" ausbilden.

2. *Thalictrum purpurascens* nach J. B. OVERTON (1904). Hier werden außer den diploiden auch noch haploide Embryosäcke ausgebildet (vgl. oben S. 451).

3. *Alchimilla Sectio Eualchimilla* (s. oben S. 450). A. ERNST (1918) versucht das hier speziell für *Alch. gemmia* und *sabauda* zu zeigen, „die als apogame Bastarde zwischen geschlechtlich potenten Arten entstanden sein müssen".

4. die von TÄCKHOLM (1920) sowie BLACKBURN u. HARRISON (1921) untersuchten apogamen Rosen (s. S. 441ff.).

5. *Wikstroemia indica*, für die H. WINKLER (1906) u. STRASBURGER (1909a, b) Parthenogenesis angaben (vgl. oben S. 450). *W. canescens* ist nach STRASBURGER (1910a) normal sexuell.

6. einzelne Compositen, wie *Antennaria alpina*, *Taraxacum „officinale"*, *Eupatorium glandulosum*, *Hieracium Sectio Archhieracium* usw. (s. oben S. 447ff.).

7. *Burmannia coelestis* nach A. ERNST u. CH. BERNARD (1912b) (s. a. S. 451).

Daneben gibt es noch eine Reihe von unsicheren Fällen, in denen die Parthenogenesis noch nicht über jeden Zweifel erhaben ist, wie die Gattung *Rumex* in manchen Species nach ROTH (1906), *Potentilla silvestris* nach FORENBACHER (1914), *Epirrhizanthes cylindrica* nach SCHADOWSKI (1911, s. dazu auch A. ERNST 1918, S. 322). Eine Menge von älteren Angaben findet man ferner bei H. WINKLER (1908a) zusammengestellt.

Überall war bei den sicheren Beispielen von Parthenogenesis eine Vermehrung der Chromosomenzahl gegen die Norm eingetreten, die unserer obigen Hypothese entsprach. Die sexuelle Schwächung kann freilich auch ohne das eintreten; man denke nur an *Marsilia* (STRASBURGER 1907a), *Elatostema* (STRASBURGER (1910b) oder *Erigeron annuus* (TAHARA 1916d, 1921, HOLMGREN 1919). Weiterhin gibt es Fälle, bei denen außer den parthenogenetischen Arten noch keine weiteren auf ihre Chromosomenzahlen hin studiert worden sind (z. B. *Houttuynia cordata* nach SHIBATA u. MIYAKE 1908, *Chondrilla juncea* nach ROSENBERG 1912, *Zephyranthes texana* nach PACE 1913). Endlich ist in manchen Fällen auch für die parthenogenetischen Arten selbst die Chromosomenzahl noch unbekannt (*Selaginella* usw., s. die schöne Zusammenfassung bei A. ERNST 1918, S. 158ff.).

Neben den parthenogenetischen Arten gibt es aber noch genug Species, deren Sexualität trotz der erhöhten Chromosomenzahl nicht gelitten hat. Ja KIHARA (1921a) sah, daß bei seinen *Triticum*-Kreuzungen (vgl. oben S. 580, 606) gerade die höchstchromosomigen Individuen (mit 41 Chromosomen) auch die fruchtbarsten waren! Diese und ähnliche müßte man heranholen, um neue Bastarde mit charakteristischen Zahlen synthetisch herzustellen. Das könnte für niedere Organismen (*Euglena*, *Chlamydomonas*) ebenso gelingen wie für höhere.

seitdem PASCHER (1916) bei ersteren so erfolgreiche Kreuzungen ausgeführt hat. Man nehme nur unsere obige Liste zur Hand und man wird zahlreiche Möglichkeiten in dieser Hinsicht finden.

Positive Angaben, daß zwischen zwei mit verschiedenen Chromosomenzahlen versehenen Arten eine Bastardisierung nicht gelang, liegen bisher z. B. für *Rumex* (ROTH 1906) und *Solanum* (H. WINKLER 1908b) vor. Positive Angaben für glücklich erfolgte Kreuzung kennen wir von *Polypodium*, *Morus*, *(Magnolia)*, *Drosera*, *Saxifraga*, *Rosa*, *Oenothera*, *Primula*, *Digitalis*, *Bryonia* (?), *Chrysanthemum*, *Hieracium*, *Zea*, *Triticum*, *Triticum* × *Secale*, *Narcissus* und *Musa* (vgl. dazu auch die Ausführungen bei TISCHLER 1915b, S. 209—213).

Alle Bastardisierungen sind dahin zu „verstehen", daß die Chromosomen der Mutter mit denen des Vaters paarweise in der Synapsis der F_1-Generation zusammentreten, soweit das eben möglich ist, also in der Zahl des Elters, der die geringere Chromosomenzahl besitzt. Damit bleiben diese bivalent werdenden Doppelchromosomen von den restierenden „univalenten" schon äußerlich geschieden. ROSENBERG (vgl. oben S. 436) hat das zuerst für *Drosera* genauer beschrieben. Wir hörten schon früher, daß die univalenten Chromosomen oft außerhalb der Tetradenkerne bleiben können oder in wechselnden Mengen in sie einbezogen werden, so daß die definitiven Chromosomenzahlen sehr ungleiche werden. Bei *Rosa* konnten ja unter Umständen (TÄCKHOLM 1920, s. oben S. 442) die Tetradenkerne der F_1-Pflanzen ganz frei von ihnen werden.

Daneben kann nun außerdem noch eine nicht völlige Vereinigung der „homologen" Chromosomen zu bivalenten vorhanden sein. Das hat man auch mit dem Grade der elterlichen Verwandtschaft in Zusammenhang gebracht. Im großen und ganzen mag das stimmen. Aber wir haben sicher „unerklärliche" Ausnahmen. So zeigte z. B. FEDERLEY (1916) für Schmetterlinge, daß ein Bastard zwischen *Chaerocampa porcellus* × *elpenor*, also zwischen zwei ziemlich fernstehenden Arten, bessere Bindung besitzt als Hybriden, welche systematisch näherstehende Species zu Eltern hatten. Im Extrem kommen wir zu den diploiden Geschlechtszellen, die wir bereits oben (S. 613) berührten. FEDERLEYS (1913, 1915, 1916) Schmetterlingsbastarde oder Frau HAASE-BESSELLS (1916, 1921) *Digitalis*-Kreuzungen (s. oben S. 445 ff.) wären da zu nennen. In abgeschwächtem Maße ist die Erscheinung bei *Polypodium* „*Schneideri*" (FARMER u. DIGBY 1910, s. oben S. 441) zu konstatieren sowie bei manchen von ROSENBERGS (1917) *Hieracium*-Kreuzungen (vgl. oben S. 438 ff.). Die cytologischen Details dieser „abnormen" Mitosen haben uns ja schon genugsam beschäftigt.

Gerade bei der genannten Compositengattung sind die Beziehungen zwischen den künstlich hergestellten Bastarden und der infolge der eigenartigen Zahlen stark hybridverdächtigen spontan gefundenen „Arten" so klar, daß die Richtigkeit von der Hypothese über die Bedeutung der Kreuzungen für die Artbildung ohne weiteres einleuchtet. Wahrscheinlich wird ähnliches auch für *Crepis*, *Chrysanthemum* u. a. gelten. Und um noch aus einer anderen Familie ausdrücklich Beispiele heranzuziehen, sei schließlich nochmals der großartigen Forschungen TÄCKHOLMS (1920) sowie BLACKBURN u. HARRISONS (1921) bei der Gattung *Rosa* gedacht.

Äußere Faktoren scheinen nun unter Umständen für den Grad der Chromosomenbindung verantwortlich zu sein (vgl. oben S. 436, 444, 446, 448; s. a. FEDERLEY 1915, 1916). So kann es kommen, daß ein und dasselbe Individuum gegen den Anfang und gegen den Schluß der Vegetationsperiode Gameten mit verschiedenen Chromosomencombinationen erzeugen kann. Das würde sich für das Experiment ausnützen lassen[1]).

Neuerdings ist nun noch ein dritter Modus der Chromosomenvereinigung beschrieben worden, und zwar bei *Zea Mays* (KUWADA 1919). Hier können trotz Ungleichheit der Chromosomenzahlen doch alle Chromosomen sich zu bivalenten Paaren anordnen. Eine Combination der Rassen

I	„*Sugar corn*“ × „*Black starch*“	12 u. 10 Chrom.
II	„*Amber rice pop corn*“ × „*Sugar corn*“	10 u. 12 „
III	„*Amber rice pop corn*“ × „*Black mexican*“	10 u. 12 „

ergab in F_1 bei I und III nämlich nur 10 bivalente Chromosomen, in II dagegen 12. Das heißt also, das eine Mal ist ein überzähliges Chromosom ganz „verschwunden“, das zweite Mal ist ein Chromosom mehr da, als man erwarten würde. Die Verminderung der Chromosomen wäre leicht zu verstehen, da wir früher genug Beispiele dafür kennen lernten, in denen ungepaarte Chromosomen im Cytoplasma untergehen können. Dann würde Fall II aber umso rätselhafter sein. KUWADA verfällt daher auf folgenden Ausweg. Er meint, daß die 10chromosomigen Rassen im Grunde von den 12chromosomigen nur darin differierten, daß zweimal je zwei Chromosomen der letzteren je einem der ersteren homolog wären. Das würde bedeuten, daß in den 12chromosomigen Rassen hier ein Zerfall in Chromomeren eingetreten wäre, der sich bei den 10chromosomigen nicht vorfindet. Es müssen also „Gemini“ aus 3 morphologischen Einheiten sich bilden. „Die eine Componente . . . ist ein einheitliches Chromosom, während die andere desselben aus zwei mit den Enden nahestehenden Chromosomen besteht. Die Zusammenfügung der letzteren ist nur eine passive, und deshalb können diese zwei Chromosomen nur in Gegenwart der anderen einheitlichen Componente des Geminus ihre scheinbare einheitliche Gestalt beibehalten.“

Verminderung resp. Steigerung der „Affinität“ von Chromomeren würde, phylogenetisch betrachtet, somit hier die neuen Chromosomenzahlen haben entstehen lassen. In Fall II von KUWADA ist das Zusammenhalten der Chromomeren so gering geworden, daß sie auch passiv nicht zu einer Einheit zu vereinigen sind. Selbstverständlich können die Beziehungen auch umgekehrt betrachtet werden, d. h. wir können davon ausgehen, daß bei der phylogenetisch älteren Art noch gesonderte Chromosomen vorhanden waren, die dann bei der phylogenetisch jüngeren wegen stärkerer Affinität z. T. Chromomeren-Charakter angenommen haben. In unserem speciellen Falle ist es von besonderem Interesse, und das gewährt vielleicht einmal auch die Möglichkeit, Morphologie und Chemie

[1]) TAHARA (1921, S. 7) ist sogar der Meinung, der „Bastardeinfluß“ könnte an und für sich so erklärt werden, daß er nur einen Spezialfall für eine „Steigerung der Vegetationskraft“ darstellt, die ein Eintreten der Zellen in die Reduktionsteilung erschwert. Dann müßte durch eine bestimmte Combination von Außenfaktoren es im Prinzip stets zu erreichen sein, daß zwar Blüten und selbst Geschlechtsorgane sich bilden, daß in letzteren aber die Archesporzellen sich karyologisch betrachtet „somatisch“ verhalten.

hier zu verknüpfen, daß die „quergeteilten“, d. h. in Chromomeren zerfallenen, Chromosomen, bisher nur beim Zuckermais, nie bei Stärkemaissorten aufgefunden sind.

Sicherlich liegt bei den Kreuzungen mit *Primula Kewensis* (s. oben S. 569) ein weiterer solcher Fall vor. Wir werden unten noch hören (Kap. 9c), daß hier durch Messungen der Beweis erbracht ist, daß von den 18 Haploidchromosomen dieses Bastards immer je 2 einem der Eltern entsprechen. Der Zahlenwechsel bei Rückkreuzung (18 × 9 = 9) ließe sich also auch mit KUWADAs Annahme gut erklären[1]).

NĚMEC (1912) hat auch den Versuch gemacht, das Auftreten von diploiden Gameten durch eine Doppelbefruchtung zu erklären. Und wir hörten ja oben (S. 468, 485), daß in der Tat sowohl bei niederen wie bei höheren Organismen derartige Beispiele von Polyspermie beschrieben sind. Aber wir erfuhren auch, daß bislang alle solche Zygoten pathologische Bildungen ergaben, somit als Ausgangsmaterial für neue Artbildung kaum in Betracht kommen dürften (vgl. auch GODLEWSKI 1914, S. 888ff., M. ISHIKAWA 1918, S. 296, A. ERNST 1918, S. 352, SAKAMURA 1920, S. 186).

Wie weit endlich die Beobachtungen MONTANELLIS (1907) verallgemeinert werden dürfen, wonach gelegentlich bei *Cucurbita Pepo* die Kerne zweier Pollen-Mutterzellen vor der Reduktionsteilung miteinander verschmelzen können, steht noch dahin (vgl. auch die Angaben von R. ALLEN 1911 und STEIL 1915, 1919 für apospore Farne, s. oben S. 504). Eine ausführliche Beschreibung darüber ist mir nicht bekannt geworden. Natürlich wäre auch hier die Chromosomenzahl gegen die Norm verdoppelt.

Das führt uns zu den Möglichkeiten, die NĚMEC (1910a) erwog (s. oben S. 518), durch Chloraleinwirkung vegetative Kernfusionen auszulösen und derartige Nuclei dann als Ausgang für die Bildung von Geschlechtskernen zu verwenden. Positiver Erfolg war bisher diesen Versuchen noch nicht beschieden: wenigstens konnten keine hyperploiden Embryonen gewonnen werden.

Aber aller Wahrscheinlichkeit nach ist H. WINKLER (1910b) die Erzeugung eines „Burdo“, wie er diese Fusionsprodukte nennt, auf dem Wege über rein vegetative Kernverschmelzung geglückt. Und das wäre hier umso merkwürdiger, als die beiden zum Versuch verwendeten Species sexuell nicht copulieren können. Es handelte sich um *Solanum Lycopersicum* mit 12 und *Sol. nigrum* mit 36 Chromosomen. Der Mischling *Sol. Darwinianum* besaß dementsprechend 48, und da er normale Reduktionsteilungen ausführen konnte, haploid 24 Chromosomen (H. WINKLER 1916, S. 495). Weitere cytologische Angaben stehen noch aus. Wir werden insbesondere näheres darüber wissen wollen, wie sich die 24 „ungepaarten“ Chromosomen, die *Sol. nigrum* „zuviel“ hat, in den Reifungsteilungen verhalten. Sie müßten, nach H. WINKLERS Angaben zu

[1]) Vielleicht verhält sich auch der Bastard *Bryonia alba* × *dioica* ähnlich. Ich habe hier bestimmt 12 Chromosomen nachgewiesen (TISCHLER 1906b). STRASBURGER und BOENICKE (s. oben S. 573) zählten für die Eltern 10 und 12 Chromosomen. Sind alle drei Zählungen korrekt, was am besten von einem und demselben Untersucher nachzuprüfen wäre, so könnte Fall II von KUWADA vorliegen, d. h. ein Typus, bei dem je 2 „Chromomeren“ nicht von einem der Summe beider homologen Chromosom gebunden werden können.

urteilen, sich regelmäßig auf die beiden Dyadenkerne verteilen. BAUR (1919) ist von der Existenz dieses Burdo noch nicht überzeugt und sucht eine andere Erklärung. Und es dürfte wohl, zumal bei der sehr großen prinzipiellen Tragweite dieser „Bastardentstehung“, ratsam sein, noch näheres abzuwarten, bevor wir den Fall in unser sonstiges Wissen fest einordnen.

Die Frage, wie weit wirkliche „Mutationen“, d. h. genotypische Änderungen, eine Veränderung der Chromosomenzahl hervorrufen können, ist noch kaum angeschnitten. Alle bisher behandelten Fälle dürften besser auf anderm Wege erklärt werden, wie wir das eingehend erörterten. Bei dem allmählichen „Abbau“ bestimmter Chromosomen, von dem wir im nächsten Abschnitt (9c) sprechen werden, könnten wir uns schon eher dazu verstehen, wirkliche irreparable Umänderungen des „Idioplasma“ anzunehmen. Und das wird schließlich auch bis zu einem Verschwinden des ganzen Chromosoms führen können. Aber zurzeit kann noch in keinem Fall unsere Analyse so weit geführt werden, daß wir Bastardeinfluß oder andere Ursachen, die letzthin nur auf eine andere Verteilung der vorhandenen Chromosomen hinauslaufen, von solchen trennen, bei denen die Chromosomen selbst in ihrer chemischen Zusammensetzung „andere“ werden.

Jedenfalls ersehen wir aus unseren Gesamt-Ausführungen, daß hier ein reiches Arbeitsgebiet für vereinigte karyologische und experimentelle Forschung erschlossen ist. Erst wenn wir in größerem Umfange darüber Klarheit erhalten haben, bis zu welchen Grenzen wir es in der Hand haben, synthetisch Arten mit „neuen“ Chromosomenzahlen zu erzeugen, werden wir auf die großen phylogenetischen Probleme eingehen dürfen, die von der Descendenzlehre postuliert, aber von der experimentellen Vererbungslehre bisher noch so gar nicht begünstigt sind. Und ebenso werden wir noch zu erweisen haben, ob phylogenetisch für alt gehaltene Reihen, wie die der Ophioglossaceen, Equisetaceen, Psilotaceen, Magnoliaceen und Nymphaeaceen besonders viel Arten mit hohen Chromosomenzahlen aufweisen, wie es bei oberflächlicher Anschauung den Anschein hat, oder ob nur der Zufall uns solche Arten in die Hand gespielt hat.

c. Chromosomen-Größe, -Form und -Anordnung.

Inhalt. Chromosomen-Messungen. Ungleiche Größe der Chromosomen. Die „Idiochromosomen“. Die Bedeutung der „Chromomeren“ für die Individualitätslehre. Die „Satelliten“. Chromosomengrößen-Vergleiche bei verwandten Species resp. Rassen und ihre eventuelle Bedeutung für die Phylogenie. Die „Pseudogigas“- und „Pseudopygmaeus“-Rassen. Beeinflussung der Chromosomenform durch äußere sowie durch innere, trophisch wirkende Faktoren. DELLA VALLES Ansichten über die „Kristall-Natur“ der Chromosomen. Anordnung der Chromosomen im Kern. Zusammentreten der „homologen“ Chromosomen zu Paaren.

Schon eine oberflächliche Betrachtung lehrt uns, daß alle nur denkbaren Chromosomenformen sich bei den verschiedenen Pflanzen vorfinden und daß dabei eine allgemeine Gesetzmäßigkeit nicht existiert, derart etwa, daß die Organismen mit ihrer phylogenetischen „Höhe“ eine bestimmte Form und Größe der Chromosomen verbinden. MEEK (1912) hatte für zoologische Objekte zwar eine derartige Regel aufzufinden geglaubt, wonach phylogenetisch tieferstehende Gruppen im

Durchschnitt kleinere Chromosomen besäßen als höhere[1]. Aber FARMER und DIGBY (1914) haben aufs klarste nachgewiesen, daß diese Relation nicht existiert, und auch MEEK (1919) selbst zog darauf seine Schlüsse zurück.

Die entsprechenden Messungen sind nicht leicht, da die Beobachtungsfehler sich häufen, je kleiner die Chromosomen sind. Meist hatte man denn auch seine Zuflucht nur zu ungefähren Größenschätzungen genommen. Und erst die genannten englischen Forscher haben sich bemüht, eine exaktere Methodik anzuwenden. Die Chromosomen-Volumina wurden von ihnen für hetero- und homöotype Teilungen in den Anaphasen gemessen, für somatische vor der deutlichen Spaltung in der Äquatorialplatte. Im allgemeinen kamen sie mit der Formel $V = \frac{4}{3}\pi a^2 b$ aus, worin a die halbe Breite, b die halbe Länge der Chromosomen bedeutet. Die Hauptschwierigkeit liegt bei dem Messen der Chromosomenbreite. FARMER und DIGBY glauben, daß jedenfalls nur die erste Decimalstelle (in μ gemessen) Anspruch auf Genauigkeit hat. Das ging auch aus wiederholten Messungen an den gleichen Chromosomen „under various conditions and at different times and dates" hervor, die vorgenommen wurden, um die Grenze der persönlichen Fehlerquellen kennen zu lernen. Auch achteten sie auf mögliche Unterschiede bei verschiedener Fixierung und Färbung; fanden aber in guten Präparaten, daß die hierdurch eventuell resultierenden Fehler den „persönlichen" an Bedeutung nachstehen[2]. Dagegen konnte eine zu helle Lichtquelle beim Messen störend wirken.

Die Messungen wurden in der Weise gemacht, daß die Chromosomen mit der „Camera lucida" so genau wie möglich bei einer Vergrößerung von 2250 gezeichnet wurden. Daneben scheinen auch direkte Messungen mit dem Ocularmikrometer vorgenommen zu sein. Die Forscher, welche tierische Chromosomen gemessen haben, nämlich in erster Linie Frl. ERDMANN (1908b), BALTZER (1909) und KIYOSHI KATSUKI (1914) heben indes ausdrücklich hervor, daß nur ein Messen an sorgfältig **gezeichneten** Chromosomen zum Ziele führe. Und ROSENBERG (1918), der mit pflanzlichen Chromosomen arbeitete, hat

[1]) „There seems . . . a general tendency for the total volume (scil. of the chromosomes) to increase as we ascend the animal kingdom, and consideration of each subdivision possessing a definite chromatin-thread-width shows an increase in rod-lengths in the higher organism; on the other hand, the lowest animals in each sub-division appear to possess complexes composed of chromosomes whose rods are spherical, and of a diameter equal to that of the thread-width common to the sub-division . . . Thus increased complexity of the organism is accompanied by increased chromatin volume in the nucleus due to linear growth of granules or spherical chromosomes, and the animal kingdom can be divided into three groups, each representing a complete cycle of this process". (Protozoen, niedere Metazoen und höhere Metazoen von den Nematoden an aufwärts.)

[2]) Demgegenüber gibt für zoologische Objekte BALTZER (1909, S. 553) an, daß die Chromosomen bei HEIDENHAIN-Färbung beträchtlich dicker als bei Safranin-Färbung erscheinen, und v. BAEHR (1909, S. 271) sagt, daß die Chromosomengröße bei HEIDENHAIN-Färbung „auch einigermaßen" vom Grade der Differenzierung abhänge. Letzteres wird sicher sehr zu beachten sein. LUNDEGÅRDH (1910b, S. 262) findet für pflanzliche Objekte umgekehrt wie BALTZER die Chromosomen in Safranin etwas dicker als in Hämatoxylin und meint, es könne dies vielleicht mit dem Quellungsgrad zusammenhängen, insofern es nicht überhaupt auf optischer Täuschung beruhe.

sie „bei stärkster Vergrößerung mit dem ABBEschen Zeichenprisma möglichst genau auf durchsichtigem Millimeterpapier eingezeichnet“ und dann „das vergrößerte Bild“ von neuem gezeichnet. Hier setzte nun die verbesserte Methodik ein, die HANCE (1918) für seine Messungen anwandte. Zunächst zeichnete auch er die Chromosomen bei einer Vergrößerung von 2800, dann vergrößerte er diese Zeichnungen aber mit einem Pantographen und kam so zu Vergrößerungen von ca. 17000. Gekrümmte Chromosomen „may be measured either with a string or by means of a notched wheel the teeth of which are definitely spaced. When these teeth are inked and rolled down the center of the chromosome a dotted line remains and the length of the chromosome can be determined by counting the dots and multiplying by the distance between them“. So konnten auch diese mit den geradegestreckten Chromosomen in genaue Relation gesetzt werden. Die Methode war jedoch HANCE noch zu langsam. „The automatic map-measuring device called the rotameter makes an admirable foul for this work . . . All that is required when using the rotameter is to set the indicator at zero, roll the small wheel along the middle of the chromosome and read on the dial the length that has been traversed.“ Eine Kontrolle ergab, daß die Messungen recht genaue waren.

Ich möchte indes als eine ebenso gute Lösung der angedeuteten Schwierigkeit, gekrümmte Chromosomen miteinander zu vergleichen, für gewisse Fälle die ansehen, welche DE MOL (1921, S. 68ff.) in seinen *Hyacinthus*-Studien vorschlägt. Er zeichnete hier auch zuerst die Chromosomen bei gleich starker Vergrößerung und legte dann auf die Figur eine Anzahl kleiner Scheiben, deren Durchmesser der Chromosomenbreite entsprachen. In seinem Fall hatten trotz sehr verschiedener Längen die Chromosomen durchweg die gleiche Breite, und nur dann ist die Methodik „ideal“. „Si nous voulons savoir maintenant quel est le rapport des longueurs de quelques chromosomes, nous a'avons qu'à compter le nombre de disques qui recouvrent ces chromosomes, puisque les diamètres consécutifs des disques donnent l'axe longitudinal. Si nous voulons connaître la longueur absolue, nous multiplions le nombre qui exprime en millimètres la grandeur du diamètre par le nombre des disques“. Wir kommen so auf einfache „Zylinderformeln“.

Für die Vielgestaltigkeit der Chromosomenformen und die mannigfachen bei einer Volummessung in Betracht kommenden Formeln werden wir in erster Linie auf KATSUKIS Arbeit zurückgehen, der mit *Ascaris megalocephala* arbeitete. Zylinderförmige Chromosomen wurden z. B. nach der Formel $V = 2\pi a^2 b$ gemessen (wenn wir wieder die oben bei FARMER und DIGBYS Arbeit genannten Buchstaben einführen). Bei „birnförmiger“ Gestalt der Chromosomen zerlegte KATSUKI das Chromosom in ein Paraboloid und in ein halbes Ellipsoid, berechnete jedes Volumen für sich und addierte die erhaltenen Größen. Die Paraboloidformel lautet aber (in unsern Zeichen) $\frac{\pi a^2 b}{2}$, die für das halbe Ellipsoid $\frac{2}{3}\pi a^2 b$. (Natürlich würden a und b dann nur die halben Längen und Breiten der betreffenden Teilstücke des Chromosoms, nicht der ganzen Chromosomen sein). Außerdem hat KATSUKI auch noch die Variabilität mit Standardabweichung und Mittelwert und damit

den Variationscoefficienten gemessen. Seine Forschungen haben bereits interessante Resultate ergeben, so z. B., daß der Wechsel der Chromosomenform während eines Chromosomen„cyclus" sich zahlenmäßig zum Ausdruck bringen läßt, vor allem aber — und das wird uns weiter unten noch lebhaft interessieren —, daß auf diese Weise selbst kleinere Größendifferenzen in gleichen Stadien bei verschiedenen Individuen objektiv erkannt werden können. Und er wurde dabei „mit äußerst charakteristischen und typischen Unterschieden bekannt, welche in den für die Variabilität der Chromosomengröße konstruierten Kurven zum Ausdruck" kamen. Allein durch diese Kurven konnte er zwei (genotypisch verschiedene?) Gruppen von Tieren in dem Gesamtmaterial unterscheiden.

Am schwierigsten werden jedoch diejenigen Chromosomen zu messen sein, die bei ihren starken Krümmungen nicht immer ganz in der optischen Ebene des Präparats liegen. Verzerrungen in der Breite werden sich dabei leicht ergeben. KUWADA (1919, S. 38) hat für seine sehr sorgfältigen Messungen bei *Zea* folgende Methodik angewandt, um diese Fehlerquelle nach Möglichkeit zu beseitigen. Zuerst zeichnete er wieder die Chromosomen so sorgfältig wie möglich mit einem ABBEschen Zeichenapparat auf Papier, dann aber zerteilte er sie „mit einem speziell verfertigten Zerteiler mit 1 mm Abstand zwischen den beiden Schenkeln entlang der Mittellinie der Chromosomen von einem Ende zum anderen" und nahm „die Zahl der Teile als die relative Länge der Chromosomen. Die durch diese Schwierigkeiten entstehenden Fehler mögen vielleicht nicht klein sein, doch sind sie meiner Erfahrung nach nicht so groß, als wenn man diese Messungsmethode aufgeben muß".

Um welch kleine Massenteilchen es sich selbst noch bei größeren Chromosomen handelt, mag aus einer Berechnung hervorgehen, die A. FISCHER (1899, S. 255) vornahm. Ein Chromosom der heterotypen Teilung von *Lilium candidum* war z. B. 20 μ lang, 3 μ breit. Dann betrug sein Gewicht nur $\frac{1}{5\,000\,000}$ mg, vorausgesetzt, daß die Maße mit denen in der lebenden Zelle übereinstimmten. Solch große Chromosomen gibt es aber nur wenige. Und die Größenordnungen werden dann ganz außerordentlich geringe[1]).

Alle genaueren Messungen zeigen uns nun schon jetzt, daß die Einzelchromosomen einer Kernspindel oft verschiedene, aber ganz charakteristische Größe haben. In besonderen Fällen hatte man die Größenunterschiede schon seit langem gesehen, und zwar hatte STRASBURGER (1882a) das als erster für *Hosta Sieboldiana* gefunden. GUIGNARD (1899b; c) wies das gleiche für *Najas marina* und KÖRNICKE (1901b) für *Yucca filamentosa* nach[2]). Die allgemeine Auf-

[1]) Frl. ERDMANN (1912) erwähnt übrigens für den Fall, daß sich die Chromosomen nicht einzeln messen lassen, ein von CONKLIN angegebenes Verfahren, nämlich die gesamten Äquatorialplatten zu messen. Sie können zuweilen „im Stadium größter Dichtigkeit einem flachen Cylinder oder einer Scheibe gleichen. Diese sind durch Durchmesser und Höhe bestimmt. Natürlich werden hierdurch ganz approximative Werte geschaffen".

[2]) Als erstes zoologisches Beispiel, in dem besonders große Unterschiede zwischen den Chromosomengrößen vorhanden sind, beschrieb SUTTON (1902a) *Brachystola magna* (vgl. auch die zoologische Literatur bei SHARP [1921], S. 160).

merksamkeit darauf lenkte indes erst CL. MÜLLER (1912). Für *Najas* zeigte ihm eine genauere Analyse, daß hier in den vegetativen Teilungen zum mindesten vier verschiedene Größensorten vorhanden sind, nämlich Chromosomen von 14 μ, von 8—9 μ, von 4 μ und von 1,5 μ Länge bei durchschnittlicher Breite von 1—2 μ. Die kleinsten werden uns gleich noch weiter beschäftigen. TSCHERNOYAROW (1914) führte die Einzelbeschreibung dann weiter durch, so daß jedes Chromosom sich eindeutig wieder erkennen ließ. Auch für *Yucca* haben CL. MÜLLER (1910), WÓYCICKI (1911) und BONNET (1912a) genauere Daten angegeben (s. Fig. 365).

Besonders genau analysiert sind die von uns oben (S. 584) angegebenen Rassen von *Hyacinthus orientalis* durch DE MOL (1921). Schon HYDE (1909) war es aufgefallen, daß die einzelnen Chromosomen hier stark in ihrer Form differierten. DE MOL stellte nun fest, daß die Rassen mit 8 Haploid-Chromosomen 2 kurze, 2 mittellange und 4 lange besaßen, während bei denen mit 12 Chromosomen 3 kurz, 3 mittellang und 6 lang waren.

Es verhielten sich weiter die diploiden Sätze bei:

var. „*Nimrod*“	4 kurz	6 mittel	9 lang	= 19	Chrom.
var. „*Rosea Maxima*“ . . .	5 „	5 „	10 „	= 20	„
var. „*van Speyk*“	5 „	6 „	10 „	= 21	„
var. „*L'ordre parfait*“ . . .	5 „	6 „	11 „	= 22	„
var. „*City of Haarlem*“ . .	5 „	5 „	13 „	= 23	„
var. „*Gigantea rosea*“ . . .	6 „	6 „	12 „	= 24	„
var. „*King of the Blues*“ .	6 „	6 „	12 „	= 24	„
var. „*Queen of the Pinks*“ .	6 „	6 „	12 „	= 24	„
var. „*Lady Derby*“ . . .	6 „	6 „	12 „	= 24	„
var. „*L'Innocence*“	8 „	8 „	11 „	= 27	„
var. „*Cardinal Wiseman*“ . .	7 „	8 „	12 „	= 27	„
var. „*Garrick*“	7 „	6 „	15 „	= 28	„
var. „*La Grandesse*“ . . .	7 „	6 „	15 „	= 28	„
var. „*Totilla*“	7 „	8 „	15 „	= 30	„

So hat man morphologische Anhaltspunkte, wie hier durch Bastardisierung (wohl auch ursprünglich infolge Copulation einer „normalen mit einer „bivalenten“ Geschlechtszelle), jedesmal die verschiedenen Chromosomengarnituren und damit die Genome zustande gekommen sind.

Sonst dürfen wir von Blütenpflanzen noch folgende Gattungen mit besonders charakteristischen Größenunterschieden unter allen oder einigen Chromosomen aufführen: *Gingko* (M. ISHIKAWA 1910), *Morus* (TAHARA 1910b), *Aristolochia* (TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918), *Rafflesia* (A. ERNST u. SCHMID 1913), *Spinacia* (STOMPS 1910), *Melandryum* (STRASBURGER 1910c, SCHÜRHOFF 1919b), *Podophyllum* (RICHARDS 1910), *Chelidonium* (WINGE 1917), *Cleome* (TISCHLER 1921), *Vicia* (SAKAMURA 1914, 1915, 1920), *Salomonia* (CARDIFF 1906), *Mercurialis* (STRASBURGER 1910c), *Acer* (CARDIFF 1906), *Impatiens* (GRANIER u. BOULE 1911c), *Myricaria* (FRISENDAHL 1912), *Lythrum* (TISCHLER 1918a), *Oenothera* (GEERTS 1907 usw., HANCE 1918), *Fuchsia* (BONNET 1912b, MACAVOY 1912), *Syringa* (TISCHLER 1921), *Erigeron* (TAHARA 1921), *Lactuca* (GATES 1910, GATES u. REES 1921), *Hieracium* und *Crepis* (ROSENBERG 1907a, 1909a, 1917, 1918, 1920, BEER 1912,

DIGBY 1914, M. NAWASCHIN 1915), *Zostera* (ROSENBERG 1901b), *Butomus* (HOLMGREN 1913, s. a. Fig. 366), *Zea* (KUWADA 1911, 1915, 1919), *Oryza* (KUWADA 1910), *Phragmites* (TISCHLER 1918d), *Tradescantia* (TISCHLER 1921), *Galtonia* (MIYAKE 1905a), *Smilacina* (MACALLISTER 1913b), *Convallaria* (SAUER 1910), *Narcissus* (STOMPS 1919), *Agave* (J. H. SCHAFFNER 1909), *Beschorneria* (CL. MÜLLER 1912), *Epipactis* (FRIEMANN 1910), *Listera* (ROSENBERG 1905; s. a. Fig. 367), *Neottia* (MODILEWSKI 1918). Aber die Unterschiede in der Chromosomenform sind durchaus nicht auf die höheren Pflanzen beschränkt. So machte bereits 1898 VAN WISSELINGH darauf aufmerksam, daß bei *Spirogyra crassa* zwei der 12 Chromosomen etwas länger als die übrigen seien. Und der gleiche Forscher beschrieb weiterhin Chromosomendifferenzen bei

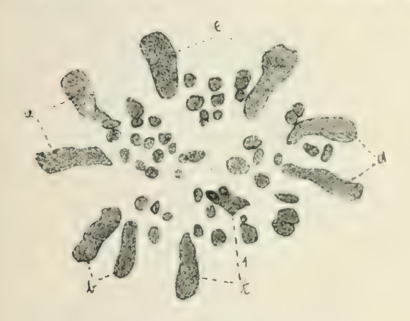


Fig. 365. *Yucca aloifolia*. Kernplatte aus einer Wurzelzelle. Neben zehn großen Chromosomen, die paarweise zusammenliegen (a—e), findet sich eine große Zahl kleinerer. (Nach CL. MÜLLER.)

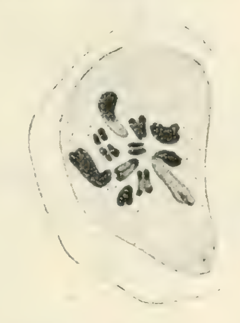


Fig. 366. *Butomus umbellatus*. Metaphase der homöotypen Teilung in einer Pollen-Mutterzelle. (Nach HOLMGREN.)

Closterium Ehrenbergii (1910) oder noch ausgesprochener bei *Oedogonium* (1908, 1921) (vgl. hier auch TUTTLE 1909 und v. NEUENSTEIN 1914, S. 47). Ganz neuerdings fand W. ZIMMERMANN (1921) sodann bei *Volvox aureus* ähnliches vor. Um auch einen Pilz zu nennen, sei auf FRASER und BROOKS (1908) Angabe bei *Lachnea stercorea* mit ihren zwei langen und zwei kurzen Chromosomen verwiesen. Und als charakteristische Vertreter der Archegoniaten seien *Polytrichum* (DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN 1907, 1908), *Psilotum*, für das schon ROSEN 1896 sehr ungleiche Chromosomen angab, oder *Marsilia* genannt, die MARQUETTE (1908b) daraufhin studierte. Noch eigenartiger liegen allerdings die Verhältnisse bei dem Lebermoose *Conocephalus (Fegatella) conicus* (SHOWALTER 1921). Hier sind nämlich 8 Chromosomen nahezu gleich groß und eines, das von den anderen völlig unabhängig liegt, äußerst klein (vgl. oben S. 545). Wegen seiner Kleinheit war es vorher von allen Untersuchern gänzlich übersehen.

Es erscheint uns indes müßig, noch weitere Namen von Pflanzen mit verschieden langen Chromosomen anzuführen, denn CL. MÜLLER (1912) hat den Satz zu begründen versucht, daß bei genauer Durchmusterung „in der Mehrzahl der Fälle die Pflanzen überhaupt keine gleichgroßen Chromosomen besäßen. Die Unterschiede stechen natürlich bei den ungewöhnlich langen Chromosomen, z. B. einiger Liliaceen,

relativ viel mehr in die Augen als bei den verhältnismäßig viel kleineren Chromosomen, z. B. von *Mercurialis*". Des öfteren hoben auch die oben genannten Untersucher hervor, daß gerade nur 1—2 Chromosomen von den übrigen sich durch ihre größere Länge auszeichneten. Welche Bedeutung dem zukommt, bleibt abzuwarten.

Freilich findet sich noch hin und wieder selbst bei neueren Autoren die Meinung ausgesprochen, daß alle Chromosomen äußerlich gleich aussehen, so bei LAGERBERG (1909) für *Adoxa* (wenigstens in der Diakinese), bei VELSER (1913) für *Akebia*, bei YASUI (1915) für *Diospyros*, bei PASCHER (1916) für *Chlamydomonas*, bei O'NEAL (1920) für *Datura*. Aber möglicherweise sind hier nur unsere optischen Mittel zu grob, und die feinsten morphologischen Differenzen fallen uns nur noch nicht auf. Jedenfalls mehren sich die Fälle, bei denen sich in Chromosomensätzen, die auf den ersten Blick „ganz gleich" aussahen, doch so charakteristische Unterschiede auffanden, daß jedes Chromosom eindeutig festzulegen war.



Fig. 367. *Listera ovata*. Metaphase einer heterotypen Teilung einer Embryosack-Mutterzelle, die 5 „großen" Chromosomen mit a—e deutlich von den kleineren gesondert. (Nach ROSENBERG.)

In der zoologischen Literatur spielen schon seit geraumer Zeit die sogenannten „Hetero"- oder „Idio"-Chromosomen eine große Rolle (s. z. B. CORRENS 1907, HAECKER 1907, S. 45—53, 1912, S. 357 ff., GOLDSCHMIDT 1913b, DONCASTER 1914, S. 496 ff., GODLEWSKI 1914, S. 558 ff., BUCHNER 1915, S. 248—266), und es dürfte jetzt, namentlich seit MORGANS *Drosophila*-Forschungen (vgl. die Zusammenfassungen bei MORGAN, STURTEVANT, MULLER und BRIDGES 1915, MORGAN 1919; s. auch das kurze Résumé bei NACHTSHEIM 1919) sicher sein, daß in jenen Substanzen enthalten sind, die das Geschlecht bestimmen. HAECKER (1912, 1921, S. 388) wollte unter Umständen die Beschaffenheit der Chromosomen nur als Indicium für die bereits unabhängig davon in der Zelle erfolgte Geschlechtsdeterminierung ansehen („Indexhypothese"). Das wird aber im Lichte der Tatsachen, die wir später noch kennen lernen werden (s. Kap. 9 d), immer unwahrscheinlicher. Manche Autoren meinten dann, daß das ♀ Geschlecht durch ein „Mehr an Chromatin" festgelegt sei, da bei einem Chromosomenunterschied zwischen ♂ und ♀ Individuen letztere durchweg die größere Chromosomenzahl oder wenigstens die größeren Idiochromosomen aufwiesen. Seit aber SEILER (1917) nachwies, daß bei Schmetterlingen gerade die Männchen die größere Chromatinmenge besitzen, dürfen wir mit rein quantitativen Verhältnissen nicht mehr rechnen.

Für das Pflanzenreich können wir freilich mit dieser Erkenntnis nicht viel anfangen, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil derartige Heterochromosomen bei diöcischen Species, soweit wir wissen, im allgemeinen fehlen. Wenigstens scheint das durchweg für die Blütenpflanzen zu gelten. SYKES (1909) untersuchte *Hydrocharis morsus ranae*, *Sagittaria montevidensis*, *Mercurialis perennis*, *Bryonia dioica*, *Cucurbita Pepo* und „*Lychnis dioica*", STRASBURGER (1909a, 1910c)

ebenfalls *Bryonia dioica* und *Melandryum rubrum*, sowie *Mercurialis annua, Cannabis sativa, Gingko biloba, Spinacia oleracea, Dioscorea spec.*, ELKINS (1914) *Smilax herbacea*, WINGE (1914) *Humulus lupulus* und *japonicus*. Niemals wurde ein Unterschied im Chromosomensatz der beiden Geschlechter gesehen. Dem aus dem Experiment zuerst von CORRENS (1907) erschlossenen physiologischen Dimorphismus der ♂ Gameten konnte hier ein morphologischer nicht an die Seite gesetzt werden. Allein DARLING (1909) glaubte besondere Geschlechtschromosomen für *Acer* aufzufinden; die Ausführungen sind aber reichlich phantastisch (Entstehung einiger Chromosomen aus den Nucleolen!), und MOTTIER (1914) sowie TAYLOR (1920a) wiesen zudem nach, daß die Angaben auf einem Irrtum beruhen. So schien die ganze Frage bereits entschieden, als plötzlich CH. E. ALLEN (1917b) für ein Lebermoos, nämlich die diöcische Gattung *Sphaerocarpus*[1]) doch ähnliche Verhältnisse, wie im Tierreich aufdeckte. Er vermochte nämlich für *Sph. Donnellii* zu beweisen, daß die ♀ Pflanzen durchweg ein besonders großes (x)-Chromosom, die ♂ an seiner Stelle ein kleines (y)-Chromosom besäßen. In den hermaphroditen Sporophyten finden sich entsprechend, und zwar ein „Paar“ bildend, beide Chromosomen nebeneinander (Fig. 368). Der Typus von *Sphaerocarpus* würde sich damit eng an den sogenannten „*Lygaeus*-Typus“ bei Insekten anschließen, nur daß dort die diploiden Morphoden entsprechend ♀ oder ♂ sind. Dementsprechend hat dann das ♀ Geschlecht zwei x-, das ♂ ein x- und ein y-Chromosom. Ganz ebenso wie *Sph. Donnellii* verhält sich nach Miß SCHACKE (1919) auch *Sph. texanus*.



Fig. 368. *Sphaerocarpus Donnellii*. Chromosomensätze aus (a) einer ♀ Pflanze (mit großem x-Chromosom, (b) einer ♂ Pflanze (mit kleinerem y-Chromosom) und (c) einem hermaphroditen Sporophyten. Hier das große x-Chromosom, das entspr. y-Chromosom nicht im Präparat. Vergr. 3800. (Nach CH. E. ALLEN.

In allen übrigen Fällen, sofern erneutes Studium die Richtigkeit der vorliegenden Angaben bestätigen sollte, so gleich bei dem Lebermoos *Conocephalus* (*Fegatella*) *conicus*, bei dem SHOWALTER (1921) neuerdings vergeblich einen Dimorphismus der beiden Geschlechter aufzufinden sich bemühte, könnten die das Geschlecht bedingenden Substanzen nur in einem besonderen Chromosomenabschnitt, einem Chromomer, liegen, der dauernd fest mit den übrigen Teilen verbunden bleibt, so daß sie einer Beobachtung leicht entgehen.

Wir haben ja schon oben des öfteren gehört, daß ein Zerfall der Chromosomen in einzelne Teilabschnitte unter besonderen Umständen sich ermöglichen läßt (s. besonders S. 524)[2]), daß aber meistens von

[1]) STRASBURGER (1909a) hatte für *Sph. terrestris* noch keine Geschlechtschromosomen gesehen.

[2]) Auch das Auftreten einer verdoppelten Chromosomenzahl bei *Primula Kewensis* gegenüber den beiden Eltern konnte von FARMER und DIGBY (1914) durch vergleichende Chromosomenmessung dahin aufgeklärt werden, daß es sich hier nur um einen Zerfall je eines Chromosoms in zwei handelt.

einer Gliederung des Chromosoms in Einzelabschnitte nichts zu sehen ist. Nachzutragen wäre vielleicht nur noch, daß bei Behandlung der Chromosomen mit Chromsäure in bestimmter Concentration auch in anderen Fällen sich die Grenzen der Chromomeren markieren lassen (VAN WISSELINGH 1899, S. 168, 1921, S. 277).

Durch SAKAMURAS (1915, 1916, 1920) Forschungen ist die ganze „Chromomeren-Frage" brennend geworden. Machte er doch darauf aufmerksam, daß es eine ganze Reihe von Fällen gibt, in denen zum mindesten gewisse Chromosomen, so die sogenannten „M-Chromosomen" die postulierte Einschnürung deutlich erkennen lassen. Bei *Vicia Faba* konnte er das selbst an lebendem Material nachweisen (1920, S. 7). Und an fixiertem überzeugte er sich bei 493 Äquatorialplatten, daß in ca. 92 % der Fälle eine deutliche Chromosomengliederung in der Mitte („m") und an einem Ende („e") vorhanden war. In 4 % war es etwas weniger klar und nur bei 4 % gar nicht zu sehen (s. Fig. 369 u. 370). Zahlreiche andere *Vicia*-Arten ließen die gleiche Erscheinung jedesmal in bestimmten Chromosomen erkennen. *Lathyrus vernus*, *Pisum sativum* (s. schon KEMP 1910, FRASER und SNELL 1911), *Lens esculenta*, *Phaseolus vulgaris*, *Aucuba japonica*, *Secale cereale*, *Triticum monococcum*, *Zea Mays* (s. a. KUWADA 1919), *Oryza sativa*, *Fritillaria camtschadensis* (s. a. Fig. 371), *Lilium cordifolium* und *L. Martagon* boten mehr oder minder deutlich ähnliche Bilder. Sicherlich sind auch manche sonstige Beispiele aus der Literatur in gleicher Weise zu deuten[1]).



Fig. 369. *Vicia Faba*. Chromosomen aus einer somatischen Teilung. I u. II „M-Chromosomen" im frühen Stadium der Metaphase, mit den m- und e-Einschnürungen. III die Trennung der Längshälften. (Nach SAKAMURA.)

Und extreme Fälle für Einschnürung resp. zeitweise Abschnürung von Chromomeren wurden nun als die „Satelliten" beschrieben[2]), die uns oben bereits beschäftigten (S. 526, s. hier auch die Literatur[3]). Wir

[1]) Vgl. insbesondere auch das in neuerer Zeit oft erwähnte zoologische Beispiel *Phrynotettix*, über das WENRICH (1916) berichtete. Hier waren die „Chromomeren" durch besonders gefärbte „Mittelpunkte" scharf markiert und von ihren Nachbarn durch heller sich färbende Striche getrennt (s. unsere Ausführungen oben S. 312, Anm. 2).

[2]) Allein ROSENBERG (1920, S. 321) scheint zu glauben, daß es sich doch hier um etwas prinzipiell anderes handele. Genauere Angaben macht er indes noch nicht.

[3]) Bei SHARP (1921, S. 162) finde ich auch nähere Hinweise auf die russisch geschriebenen Arbeiten von S. NAWASCHIN (1914) und M. NAWASCHIN (1915). Ersterer berichtet von *Fritillaria tenella*, daß die „constrictions" vorhanden wären „at the middle of the largest chromosomes, nearer one end in the medium-sized chromosomes, and close to the end of the smallest ones". Letzterer gibt für *Crepis virens* an, daß die Einschnürungen „near one end in two of the three chromosomes of the haploid group in the pollen grain" wären, „in four of the six chromosomes of the diploid group in the somatic cells, and in six of the nine chromosomes of the triploid group in the endosperm cells".

wissen noch nicht, was sie für eine Bedeutung haben. Nur fällt auf, daß wenigstens *Galtonia*, *Fritillaria* und *Muscari* einen eigentümlichen „Kerndimorphismus" besitzen, vergleichbar dem bei den oben genannten Heterochromosomen der Zoologen. Denn einige Individuen lassen zwei ganz gleiche „Trabanten"-Chromosomen in den somatischen Kernen erkennen, andere weisen dagegen ein größeres und ein kleineres in einem Paar auf. Bei *Muscari* hat die „asymmetrische" Rasse gar nur einen Trabanten. Da aber die betreffenden Pflanzen zwittrig sind, ist eine nähere Beziehung zu den zoologischen Fällen nicht gut möglich. Nur sollen die Heterozygoten, die infolge der Kreuzung zwischen zwei kerndimorphen Individuen wachsen, immer kräftiger werden als die Homozygoten.

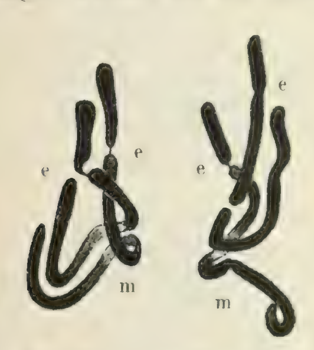


Fig. 370. *Vicia Faba.* Homöotype Teilung der Pollen-Mutterzellen. „M-Chromosomen" in der Metaphase, die m- u. e-Einschnürungen zeigend. (Nach SAKAMURA.)



Fig. 371. *Fritillaria camtschadensis.* Chromosomen aus einer somatischen Mitose. I Anaphase. II Metaphase. Charakteristische α- und β-Einschnürungen (Nach SAKAMURA.)

Ebenso sonderbar ist uns vorläufig noch der Fund von S. NAWASCHIN (1911), wonach bei einer weiteren hermaphroditen Species, nämlich bei *Tradescantia virginica*, die aus einer Tetradenteilung hervorgehenden jungen Pollenkerne nicht immer die gleichen Chromosomensätze besitzen. Denn er sah neben Kernen mit 12 Chromosomen solche mit 11 und einem zu einem „Chromatinnucleolus" umgewandelten zwölften Chromosom (11 + x-Chromosomen). Er beobachtete dabei die Combinationen

$$\frac{12\text{ Chr.} \mid 11 + \text{x-Chr.}}{12\text{ Chr.} \mid 11\text{ Chr.}} \quad \text{und} \quad \frac{11 + \text{x-Chr.} \mid 11 + \text{x-Chr.}}{11\text{ Chr.} \mid 11\text{ Chr.}}$$

Erstere besagt, daß dreierlei Zellen gebildet werden, letztere hat die normalen 12 Chromosomen ganz ausgeschaltet. Der Unterschied hängt von dem Zeitpunkt ab, in dem ein Chromosom zu dem „Chromatinnucleolus" wird, ferner davon, ob zwei homologe Partner sich anfangs gleich oder verschieden verhalten. Sehr vorsichtig fügt S. NAWASCHIN hinzu, er wäre durchaus „nicht der Meinung, daß diese auf mannigfaltige Art und Weise sich bildenden Pollenkörner bezüglich der Funktion den typischen gleichen, d. h. zur Bildung befruchtungsfähiger Spermakerne dienen können. Die Unbeständigkeit des besprochenen Vorganges

ließ namentlich vermuten, daß hier vielleicht ungünstige äußere Einflüsse im Spiele wären, die die Teilungsvorgänge unregelmäßig machten, dieselben beeinträchtigten oder sogar zum Teil hemmten". Ob diese sonderbare Form der „Diminution" noch weiter verbreitet ist, wissen wir nicht. PERINO hat s. Zt. im Heidelberger Institut verschiedene *Verbascum*-Species cytologisch untersucht (vgl. oben S. 571) und bei der Pollen-Entwicklung in seinen sehr genauen Zählungen auch ein teilweises „Verschwinden" eines der 16 Chromosomen konstatiert. Leider hat er die Arbeit nicht zu Ende geführt, und wir wissen hier auch nichts näheres über das Schicksal dieser „unterchromosomigen" Nuclei[1]).



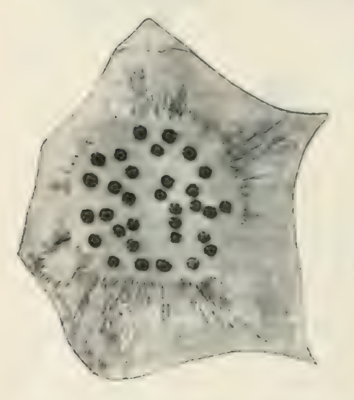


Fig. 372. a *Dahlia coronata*. b *Dahlia Juarezii*. Metaphase der heterotypen Teilung in Polansicht. Vergr. ca. 2000 (Nach M. ISHIKAWA.)

Gehen wir jetzt zu einem Vergleich der Chromosomenformen nahe verwandter Arten über und suchen wir also ein Gegenstück zu unseren oben (Kap. 9b) vorgenommenen Vergleichen bezüglich verschiedener Chromosomenzahlen zu gewinnen.

Schon 1900a, S. 32 beschrieb STRASBURGER einen frappanten Fall für die Gattung *Iris*. Die Chromosomen waren hier in der Diakinese bei *I. pseudacorus* verhältnismäßig kurz, aber breit, dagegen bei *I. squalens* doppelt so lang und halb so breit. *Iris germanica* stand bezüglich der Größenverhältnisse in der Mitte zwischen den beiden erstgenannten. MIYAKE (1905a, S. 106) fügte dem noch hinzu, daß auch bei *Iris florentina* und *pallida* sich die Chromosomen ähnlich wie bei *I. squalens*, bei *I. spuria* wie bei *I. germanica* verhalten.

Vergleichende Untersuchungen dieser Art wurden dann öfter gemacht. Was bis 1910 bekannt war, faßte STRASBURGER (1910a) zusammen. Darnach sind z. B. die Chromosomen bei *Alchimilla* Sectio *Eualchimilla* ebenso groß wie bei *A. arvensis*, die von *Drosera rotundifolia* wie die von *Dr. longifolia* oder die von *Wikstroemia canescens* wie die von *W. indica*. Die Erhöhung des Chromosomensatzes im Kern hat kein (zum mindesten kein wesentliches) Kleinerwerden der einzelnen Chromosomen im Gefolge

[1]) Neuerdings berichtet KUWADA (1919, S. 7) über ein „ungepaartes" Chromosom bei der *Zea*-Rasse „*Black Mexican*" in der heterotypen Teilung. Die Pflanzen besaßen somatisch auch nur 23 anstatt der sonst vorhandenen 24 Chromosomen. Aber in diesem Falle dürfte es sich einfach um Individuen handeln, die aus einer Verbindung stammen, deren eine elterliche Sexualzelle ein Chromosom zu wenig mitbekommen hatte. — Wahrscheinlich dürfen wir auch die älteren Beobachtungen von CARDIFF (1906, S. 288) hier rubricieren, nach denen in einer großen Zahl von heterotypen Mitosen bei der Polygalacee *Salomonia biflora* ein Chromosom ungeteilt zu einem Pole zu gehen schien und dadurch zwei Sorten von Dyadenkernen entstanden.

gehabt. Ja bei *Wikstroemia indica* sind die Gemini gar noch größer als bei *W. canescens*. Und ebenso hat nach WINGE (1917) *Atriplex patulum* doppelt so viel Chromosomen als *A. litorale*; trotzdem ist bei ersterem jedes Chromosom größer als bei letzterem.

Aber wir haben vielfach auch das gegenteilige Verhalten, daß nämlich mit dem Größerwerden der Chromosomenzahl eine zunehmende Verkleinerung einsetzt. Das sah schon ROTH (1906) für seine *Rumex*-Species, das sahen ferner M. ISHIKAWA (1911a) für *Dahlia* (s. a. Fig. 372), HAASE-BESSELL (1916) für *Digitalis*, HEILBORN (1918) für *Carex* und SCHOCH (1920) für *Burmannia*. Ähnliches hat sodann



Fig. 373. a *Lactuca villosa*, b *L. denticulata*, c *L. lanceolata*, d *L. stolonifera*, e *L. laciniata*, f *L. Thunbergiana*, g *L. tamagawensis*. Metaphasen der heterotypen Teilungen in Polansicht. Vergr. 1280. (Nach M. ISHIKAWA.)

TAHARA (1915a, 1921) für manche *Chrysanthemum*-Species beschrieben, und es war im allgemeinen hier eine umgekehrte Proportionalität zwischen Größe und Zahl vorhanden. Aber daneben bestanden zwischen den Species mit der gleichen Chromosomenzahl doch schon stärkere Differenzen. So waren z. B. die Chromosomen bei *Chr. nipponicum*, *carinatum* und *coronarium* größer als bei *Chr. japonicum*, *lavandulaefolium* und *Marschallii*. Überhaupt keine Beziehungen zwischen Größe und Zahl der Chromosomen sind z. B. nach M. ISHIKAWAS (1916) Funden in der Gattung *Lactuca* vorhanden (Fig. 373). Hier haben u. a. *L. lanceolata* und *denticulata* je 5 Haploidchromosomen: erstere sind von Mittelgröße, letztere sehr klein. Noch kleinere hat *L. tamagawensis* mit 7—8 oder gar *stolonifera* mit 8 Chromosomen. Jedenfalls haben *L. laciniata* und *villosa* mit ihren je 9 Chromosomen größere Formen als alle vorher genannten. Endlich hat *L. thunbergiana* mit 12 Chromosomen wieder etwas kleinere als die beiden Species mit 9.

Nun zeigte häufig ein Vergleich zwischen verschiedenen Rassen einer und der gleichen Species, daß correspondierende Chromosomen typisch differente Form und Größe haben können. Davon hörten wir ja schon, als wir von KATSUKIS (1914) *Ascaris*-Messungen sprachen (s. oben

S. 622). Und das hat neuerdings GOLDSCHMIDT (1920b, S. 191) auch für einzelne Rassen bei *Lymantria dispar* gezeigt. Wenn wir uns zu

Fig. 374. I *Muscari comosum*, II *M. tenuiflorum*, III *M. monstrosum* IV *M. polyanthum*, jedesmal den vollständigen Chromosomensatz von 18 Chromosomen zeigend. Man vergleiche speziell die mit Trabanten versehenen Chromosomen. (Nach DELAUNAY.)



Fig. 375. *Muscari spec.* Schema des phylogenetischen „Abbaues" der einzelnen Chromosomen auf dem Wege der Chromosomen-Einschnürung und der Satelliten-Abschnürung. (Nach DELAUNAY.)

botanischen Beispielen wenden, so hätten wir hier in erster Linie der schönen Forschungen DELAUNAYS (1915) an *Muscari* zu gedenken. Zunächst stellte er fest, daß hier „Satelliten" (s. oben S. 526 u. 628) vor-

handen und daß sie auf selbständig werdende Chromomeren zurückzuführen sind. In den einzelnen Species erfolgt nun ein ganz charakteristischer „Abbau“ dieser (Fig. 374). Durch die genaue Gegenüberstellung der verschiedenen Chromosomen kann man sich darüber klar unterrichten.

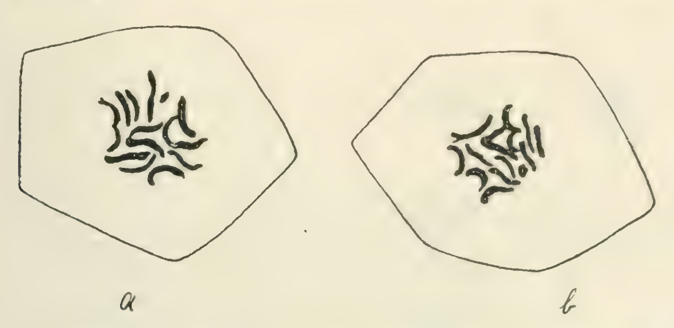


Fig. 376. a *Oenothera aberrans*, b *Oenothera „rubrinervis“*. Chromosomensätze in der Äquatorialplatte somatischer Mitosen (Wurzelspitzen). In beiden Fällen ist je ein Chromosom deutlich im „Abbau“ begriffen. (Nach LUTZ.)

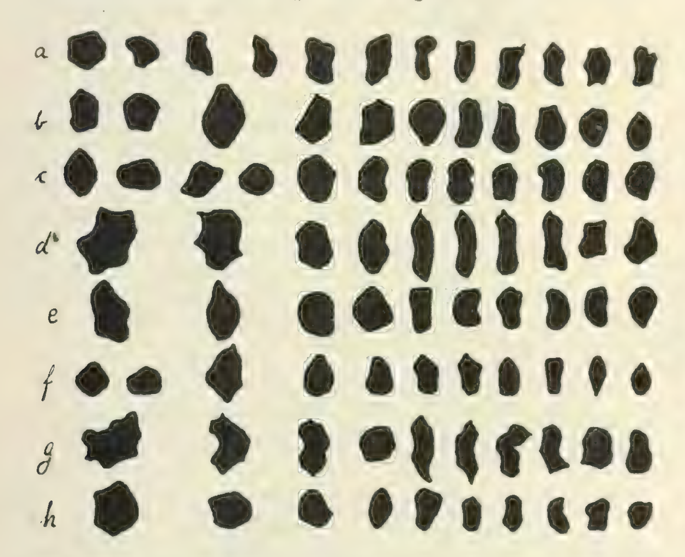


Fig. 377. *Zea Mays*. Chromosomen der Pollen-Mutterzellen nach der Größe geordnet. a von Rasse „*Amber rice pop corn*“ × „*Sugar corn*“, b von Rasse „*Sugar corn*“ (11 Gemini), c von Rasse „*Sugar corn*“ (12 Gemini), d von Rasse „*Black starch*“, e von Rasse „*Sugar corn*“ × „*Black starch*“ (10 Gemini), f von Rasse „*Sugar corn*“ × „*Black starch*“ (11 Gemini), g von Rasse „*Sugar corn*“ × „*Black starch*“ in F_2-Generation: Körner weiß runzlig, h von Rasse „*Sugar corn*“ × „*Black starch*“ in F_2-Generation Körner blau runzlig. Vergr. ca. 2750. (Nach KUWADA.)

Und parallellaufend mit der Rückbildung einzelner Chromosomen ließ sich eine Reduktion in der Fruchtbarkeit feststellen. *Muscari monstrosum* (III) hatte die kürzesten Chromosomen. Es ließ sich denken, daß also besondere Stoffe nicht mehr ausgebildet werden, die bei den *Muscari*-Arten mit den längeren Chromosomen sich noch ein-

finden. Während die unter I—III abgebildeten Chromosomensätze Species einer und der gleichen Sektion *(Leopoldia)* angehören, ist in *M. polyanthum* (IV) noch ein Typ aus einer anderen Sektion *(Botryanthus)* dargestellt. Man achte hier auf die etwas anderen Formen der Chromosomen. Fig. 375 soll noch angeben, wie DELAUNAY sich den allmählichen „phylogenetischen" Abbau schematisch vorstellt.



Fig. 378. *Zea Mays*. Aus ungleich großen Chromosomen gebildete Gemini. a—e *„Sugar corn" × „Black starch"*, f *„Early eight Sugar corn"*, g—h *„Sugar corn"*, i—l, o *„Amber rice pop corn × „Black starch"*, m—n *„Amber rice pop corn" × „Sugar corn"*. a—h aus „multipolaren" resp. „bipolaren" Spindelstadien, i—o aus Diakinesen. Vergr. ca. 2750 (Nach KUWADA.)

Eine ähnliche Chromosomenveränderung wird von Miß LUTZ (1916a) für einige Individuen beschrieben, die aus einer Kreuzung von *Oenothera Lamarckiana lata × Lamarckiana typ.* hervorgingen. Die Verfasserin nannte die hierbei entstehende Rasse *Oenothera aberrans* (Fig. 376a). Anstatt von 15 annähernd gleichgroßen Chromosomen ergaben sich hier nur 14 große und ein kleines, im „Abbau" begriffenes.

Dasselbe war bei einer besonderen Rasse zu konstatieren, die von DE VRIES als *„rubrinervis"* bezeichnet war. Schon GATES und N. THOMAS (1914, S. 541, 542) hatten Oenotheren beschrieben, welche solche „Diminutionen" durchweg aufwiesen. Miß LUTZ spricht hier in beiden Fällen von 14+1 Chromosomen. Der Verlust bestimmter Substanzen könnte, ähnlich wie das DELAUNAY sich für *Muscari* vorstellte, besondere „Ausfallserscheinungen" bedingen, die zum Kennzeichen der Rasse wurden.

Als Muster für vergleichende Chromosomenstudien dürfen wir die Arbeiten von KUWADA an verschiedenen Rassen von *Zea Mays* ansehen. Wie Fig. 377 uns zeigt, sind die Chromosomen hier durchweg verschieden geformt, und zwar entspricht (vgl. auch oben S. 618) zuweilen zwei Chromosomen der einen Rasse nur je eins bei einer anderen. Die einzelnen Rassen genau zu beschreiben, würde zu weit führen. Es fällt nur auf, daß die am Anfange jeder Chromosomenreihe abgebildeten Chromosomen von den weiter nach hinten aufgeführten stärker differieren. KUWADA weist darauf hin, wie bei seinen *Zea*-Rassen offenbar 2 Typen vorhanden sind, bei dem ersteren haben die „Anfangs-Chromosomen" etwa 180 mm Länge (in der gewählten Vergrößerung), bei den letzteren nur etwa 120 mm im Durchschnitt. Die Pollen-Mutterzellen zeigen denn auch bei der Gemini-Bildung in der Diakinese öfters ungleich große Partner (Fig. 378). Das wurde ebenso

bei scheinbar reinen Rassen beobachtet; also war wohl hier gleichfalls ursprünglich Heterozygotie vorhanden. Der japanische Forscher hält es nicht für unmöglich, daß seine Chromosomen-Messungen selbst für die Frage der Entstehung der „Species *Zea Mays*" überhaupt verwendet werden können. Und er glaubt, daß der längere der beiden ungleichen Partner den „Urtypus" von *Euchlaena*, der kürzere den „Urtypus" von *Andropogon* einigermaßen wiedergibt. G. N. COLLINS' (1912b) Hypothese ging ja dahin, daß *Zea Mays* ursprünglich als ein Bastard zwischen diesen genannten Gattungen aufgetreten sei[1].

Neben solchen eingehenden Chromosomenvergleichen existieren noch mehr gelegentliche Hinweise in der Literatur, aus denen hervorgeht, daß Rassenbildung im Zusammenhange mit ungleicher Chromosomenform nichts Seltenes ist. Schon NĚMEC (1910a, S. 38) sah z. B., daß die von ihm gewählte Rasse von *Pisum sativum* ganz anders gestaltete Chromosomen besaß als die von STRASBURGER (1907b) gewählte. Und es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß die Bilder, die Frl. V. UBISCH (1921) jüngst für *Hordeum*-Rassen gab, ähnlich zu deuten sind (Fig. 379). Es wäre vielleicht von Interesse, hier entsprechende Forschungen, wie sie KUWADA bei *Zea* machte, anzustellen.

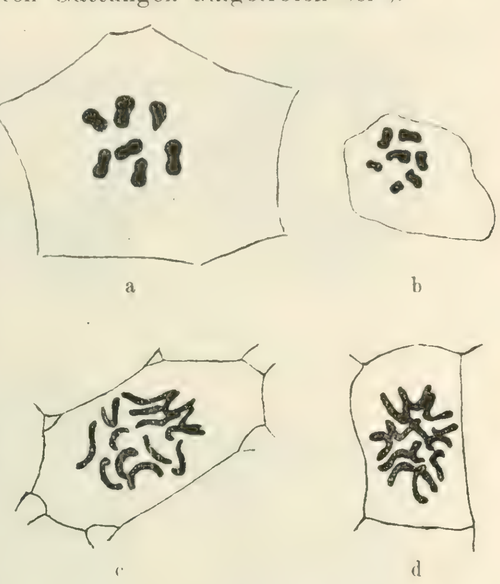


Fig. 379. *Hordeum sativum var. vulgare.* a Haploide Chromosomen aus den Pollen-Mutterzellen von Stamm „H. 37", b desgl. von „H. 15". c Diploide Chromosomen aus der Wurzelspitze von „H. 39", d desgl. von „H. 34". a und b Vergr. 1125, c und d Vergr. 750. (Nach V. UBISCH.)

Ein sehr schönes Beispiel, das uns zeigt, wie Chromosomenform und Gesamthabitus miteinander verknüpft sein können, lernte ich selbst (TISCHLER 1918d) bei *Phragmites communis* kennen. Hier ist in der Rasse „*Pseudodonax*" gegenüber der „*var. typica*" durchweg eine nicht unbeträchtliche Chromosomen-Vergrößerung zu konstatieren (s. Fig. 380), sowohl bei allotypen wie bei somatischen Mitosen. Dabei war, was ich ausdrücklich hervorheben möchte, keine wesentliche Vergrößerung der Ruhekerne oder der Zellen eingetreten. Trotzdem zeigte *Pseudodonax* ausgesprochenen Riesenwuchs. Und dieser war es gerade, der seinerzeit Herrn Kollegen DIELS veranlaßt hatte, mir das karyologische Studium der Rasse zu empfehlen. Vorausgesetzt, daß man die beiden zu vergleichenden Rassen unter gleichen Außenbedingungen hält, verhalten

[1]) Vgl. aber gegen die Ansicht von G. N. COLLINS die Arbeiten von WEATHERWAX (1918, 1919c), der zu beweisen sucht, daß *Euchlaena* und *Zea* „have descended independently from a common ancestral form now extinct".

sich die Gewebe der normalen Varietät zu denen der „Riesen" etwa wie die eines gut genährten Individuums zu denen einer Kümmerform. Ich hielt mich daher für berechtigt, das Mehr an Karyotin, resp. Chromatin mit dem luxuriierenden Wachstum in Verbindung zu bringen. Aber nur die Zellenzahl, nicht auch die Zellenform war wesentlich verändert. Man könnte etwa mit HAECKER (1918, S. 29) an eine stärkere Produktion wachstumsfördernder Fermente, innerer Sekrete, resp. Hormone denken (s. weiter unten Kap. 9d). Ich habe vor-

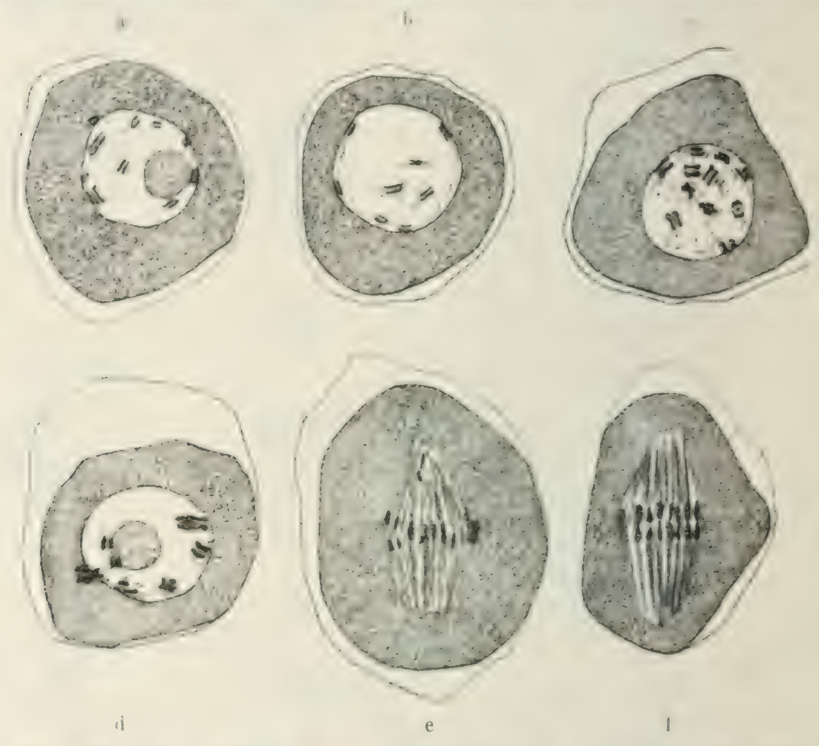


Fig. 380. *Phragmites communis.* a, b, e *var. typica,* c, d, f *var. „Pseudodonax".* a—b und c—d Diakinesen der Pollen-Mutterzellen in 2 aufeinander folgenden Schnitten, jedesmal mit 18 Chromosomen. e und f heterotype Spindeln in Längsansicht. — Die Chromosomen der *var. Pseudodonax* sind durchweg größer als die der Hauptrasse. Vergr. 1800. (Nach TISCHLER.)

geschlagen, derartige Riesenrassen als „pseudogigas" zu bezeichnen. Hierher gehört wohl auch eine von STOMPS (1916) beschriebene „Riesenrasse" von *Oenothera Lamarckiana*, die nur die Chromosomenzahl der typischen „Rasse" besaß. Und auch die Riesen, die der gleiche Autor neuerdings (1919) für *Narcissus poeticus* in seiner *„Glory of Lisse"* und *„Albion"* beschrieb, sind nur Pseudogigas. Von der Chromosomenform sagt freilich der Autor nichts ausdrücklich im Text, aber nach den Figuren zu urteilen, sind auch hier wenigstens die Chromosomen der Wurzelzellen erheblich größer als bei der Hauptrasse[1].

[1]) Vgl. die ganz ähnlichen Gedankengänge bei Frau HAASE-BESSELL (1921, S. 24), wenn sie für *Digitalis* ausführt, daß hier durch „genetisch bedingte erhöhte Enzym-

Schon früher hatte uns GREGORY (1909) von einer Riesenrasse bei *Primula sinensis* berichtet, die gegenüber der Normalrasse gleichfalls keine Erhöhung der Chromosomenzahl aufwies. Ich trage hier vorläufig noch Bedenken, sie unter unsere Pseudogigas zu subsumieren, weil gewisse Unterschiede vorhanden sind derart, daß hier auch die Zellen selbst entsprechend an Größe zugenommen haben. Allerdings hat GREGORY genaue Messungen, insbesondere der als Kriterium gut zu verwendenden Pollen-Mutterzellen und des Pollens, nicht gegeben Sollte sich die Rasse in der Tat hierin als prinzipiell verschieden herausstellen, könnte man sie als „ingens“ bezeichnen[1]).

Ganz ebenso wie „Pseudogigas“- dürfte es auch „Pseudopygmaeus“-Rassen geben, d. h. solche, bei denen ein Zwergwuchs mit typischer Verkleinerung der Chromosomen bei gleichbleibender Zahl Hand in Hand geht. Vielleicht gehören hierher etliche der von SIERP (1914) studierten erblichen Zwergrassen oder einige der von GOEBEL (1918) aufgeführten Farnzwerge, die sich in ihrer Sporengröße von der Hauptart nicht unterscheiden. Eine cytologische Untersuchung fehlt hier noch überall.

Auch könnte das Zwergwachstum der ♂ *Sphaerocarpus*-Pflänzchen verglichen mit den ♀ Individuen (CH. E. ALLEN 1915, s. oben S. 627) mit der beträchtlicheren Kleinheit der sogenannten y-Chromosomen in Verbindung gebracht werden. Die ♀ hatten ja dafür ein riesenhaftes x-Chromosom entwickelt.

Daß recht häufig nur phaenotypische Zwerge vorkommen werden, ist selbstverständlich. Es wird das überall da der Fall sein, wo irgendwelche Faktoren den „eigentlichen“, durch die Chromosomen „bedingten“ Wuchs nicht zur Geltung kommen lassen. Wir hörten ja oben (S. 599), daß sogar bei gigas-Varietäten solch Zwergwuchs auftreten kann.

Die vorhin erwähnten echten Gigas und Pygmäen haben sich entgegen der ursprünglichen Erwartung nicht als „Mutanten“, sondern nur als besondere Formen mit „kombinierten“ oder „kumulierten“ Chromosomensätzen entpuppt. Hier aber müssen wir von Mutationen resp. „Idiokinesen“ (HAECKER 1921, S. 163) sprechen. Handelt es sich doch um erbliche Eigentümlichkeiten derart, daß Differenzen in der Chromosomenform eine der Ursachen der Verschiebung der „Reaktionsnormen“ darstellen, die wir dann phaenotypisch beobachten. Es brauchen dabei im einfachsten Fall nur quantitative Unterschiede vorhanden zu sein. Wollen wir sie gegenüber den qualitativen Idiokinesen

---

produktion . . . der Riesenhabitus auch ohne Chromosomenverdoppelung erreicht werden kann“. Erhöhte Chromatinmenge könnte freilich vorzeitige Chromosomenlängsspaltung hervorrufen (s. oben S. 335, 417, 528). Und so wäre daneben die Bildung echter „gigas“-Zellen möglich geworden. „Angenommen, die Pflanze sei fertil, könnte sie wohl die Stammutter einer Riesenlinie werden, auch wenn sie ursprünglich nur eine Modifikation war.“ Wir kämen dabei auf die experimentelle Auslösung von „Mutationen“.

[1]) Von Interesse ist auch, daß „Riesenwuchs“ einfach als „Mendelmerkmal“ (s. Kap. 9d) auftreten kann (ALLARD 1919 bei *Nicotiana*). Hier kann eine Chromosomen-Differenz nicht gut die Ursache sein, da Riesenwuchs recessiv gegen Normalwuchs ist und in F_2 in 25 % der Abkömmlinge auftritt. Wie weit wir auch hier quantitative Differenzen eines besonderen „Stoffes“ herbeiziehen dürfen, muß die Zukunft lehren. Wir haben jedenfalls in den letzten Jahren gelernt, daß man unter phänotypisch ähnlichen „Riesen“ allerlei prinzipiell verschiedene Dinge zusammenfaßte (vgl. ferner HAECKER 1921, S. 295).

nomenklatorisch hervorheben, so könnten wir von einer „Idioauxesis“ resp. von einer „Idiomeiosis“ hierbei sprechen (vgl. auch Kap. 9d)[1].

Schon HAECKER (1907, S. 54) warnte davor, daß man die Chromosomen als „zu starre Körper“ nimmt, „welche wochen- oder monatelang in derselben Form verharren“. Und FICK (1905) hatte bereits die beobachteten Chromosomen mit „Momentbildern“ verglichen. Planmäßige Experimente können aber allein den Grad der Veränderlichkeit sicherstellen. MATSCHEK (1910, S. 110) erinnert da in einer Zusammenfassung an die älteren Experimente R. HERTWIGS (1896) bei strychnisierten Seeigeleiern sowie an die von HAECKER (1900) und SCHILLER II (1909) bei ätherisierten Furchungseiern von *Cyclops*. Und Frl. ERDMANN (1908b) stellte namentlich den Einfluß der Temperatur bei Seeigeleiern einer und derselben Art auf die Chromosomengröße fest. In der Kälte (10° C) waren die Chromosomen am größten, in der Wärme (20° C) am kleinsten, während sie bei mittlerer Temperatur (15—16° C) auch eine Mittelgröße einnahmen (vgl. ferner oben S. 255 die Beziehung der Temperatur zur Kernteilung).

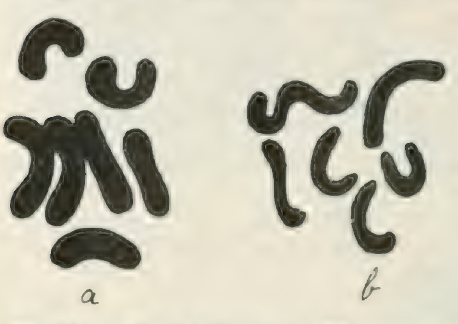


Fig. 381. *Pisum sativum*. a Chromosomen aus dem Dermatogen der Wurzel bei 8,5° C; b desgl. bei 26° C. Vergr. 940. (Nach O. HARTMANN.)

Für pflanzliche Objekte haben wir zuerst die Angaben von SCHRAMMEN (1902) bezüglich der Vegetationspunkte von *Vicia Faba*. Sie besagen freilich gerade das Gegenteil von dem, was Frl. ERDMANN fand. Denn in den Kältekulturen waren die Chromosomen ungewöhnlich klein, in der Wärme entsprechend vergrößert. Messungen wurden aber anscheinend keine gemacht. Die Gegensätze lassen sich vielleicht in etwas ausgleichen, wenn wir die Erfahrungen O. HARTMANNS (1919b, S. 226) an Wurzelspitzen verschiedener Pflanzen berücksichtigen. Wie Fig. 381 zeigt, waren z. B. bei *Pisum sativum* die Chromosomen im „Diaster“ bei 26° C wesentlich dünner als bei 8,5°; bei höheren Temperaturen schienen sie aber wieder etwas zuzunehmen. Wahrscheinlich handelt es sich um größere Quellung des Chromatins bei Temperaturgraden, die sich weit über der optimalen befinden. Bei SCHRAMMEN würde dann nur der Fehler darin liegen, daß er die Mitteltemperaturen zu wenig berücksichtigt hätte.

Planmäßige Versuche, die Chromosomenformen phaenotypisch zu verändern, hat aber vor allem NĚMEC (1910a, S. 260ff.) gemacht. Er zeigte, daß z. B. Benzindämpfe, die mindestens eine Stunde lang bei gewöhnlicher Zimmertemperatur einwirkten, den Chromosomen eine andere als die „gewohnte“ Form geben konnten (s. Fig. 382). Sehr gut eigneten sich für die Experimente die Keimpflanzen von *Allium*

[1]) Daß aber durchaus nicht immer bei „pseudogigas“-Varietäten deutliche Veränderungen der Chromosomenformen vorhanden sein müssen, lehren gleich die neueren Funde von DE MOL (1921, S. 56ff.) bei gewissen *Hyacinthus*-Rassen (so *H. orientalis Grand maître giganteus*). Die erwachsenen Zellen der Riesenform schienen aber auch hier gegenüber denen der normalen Varietät zu luxuriieren.

montanum, ebenso die Wurzeln von *Galtonia candicans* und *Vicia Faba*. Die sonst langgestreckten schleifenförmigen Chromosomen wurden bei dieser Behandlung kurz und dick. Sie spreizten auch an den Polen im Diaster stärker auseinander, als das sonst der Fall war.

LUNDEGÅRDH (1914a) konnte ähnliche Veränderungen der Chromosomenform durch Eingipsen der Wurzeln erreichen; es bekamen dann selbst „Spireme“ „metaphaseähnliche“ Chromosomen (s. Fig. 383). Ebenso wurde durch abnorme Temperatur (S. 169) oder Chloralisierung (S. 174) eine Beeinflussung erzielt[1]) (S. 153). „Alle diese Chromosomenmodifikationen funktionieren doch durchaus normal; ihre Qualität hat offenbar keine Veränderung erlitten. Es handelt sich hier um Hemmungsbildungen, und es wäre nicht unwahrscheinlich, daß die auffallende Kürze und Dicke der heterotypischen Chromosomen mit Hemmungen zusammenhinge. Denn diese Teilung verläuft, wie man weiß, recht langsam.“ Endlich hat SAKAMURA (1920) bei *Vicia Faba*, *Zea Mays*,



Fig. 382. *Allium montanum*. a normale Teilungsfigur, b nach einstündiger Wirkung von Benzindämpfen. (Nach NĚMEC.)

Pisum sativum usw. zahlreiche Experimente angestellt (durch Behandlung der Wurzeln mit Chloral, Benzol, Äther, Chloroform, salzsaurem Cocain, Kohlensäure, warmem Wasser, ferner durch Beeinflussung mit Röntgenstrahlen oder Durchsenden des elektrischen Stromes). Er fand, daß zwar die Form der Chromosomen beeinflußbar ist, daß aber gewisse charakteristische Eigentümlichkeiten wie die Chromosomen-Einschnürungen unter allen Umständen erhalten blieben. Auch wies SAKAMURA darauf hin, daß in der Natur vielfach Veränderung der Chromosomenform infolge parasitischer Infektion der Gewebe (so in *Heterodera*-Gallen) erzielt werden kann (vgl. auch oben S. 366 über die heterotypähnlichen Chromosomen in Carcinomen usw.).

Manche Hemmungen sind wohl einfach durch Nahrungsmangel der Zellen zu erklären. Wenigstens sah ich unter konkurrierenden Pollenkörnern bei *Musa* (TISCHLER 1910) sehr ungleiche Chromosomengrößen. Fassen wir die Bananen als Hybride auf (vgl. oben S. 431), so könnte es sich bei den gehemmten Kernen vielleicht um solche mit einem „unharmonischen“ Chromosomensatz handeln, wodurch der ganze Stoffwechsel ungünstig beeinflußt wird. Ähnliches berichten auch z. B. GATES und N. THOMAS (1914, S. 541) für *Oenothera Lamarckiana lata rubricalyx*. Die Chromosomen variierten hier „enormously in size in different cells, though relatively uniform in size in the same cell, the variation in size depending apparently upon the conditions of nutrition and prospects for development of the cell“.

[1]) Siehe auch schon bei KEMP (1910); vgl. ferner GATES (1912, S. 106).

DE MOL äußert sich (1921, S. 71) für eine Rasse von *Hyacinthus orientalis*: „Il existe parfois dans une même plaque équatoriale des différences de longueur entre les chromosomes d'une même catégorie; dans ce cas, on remarque souvent que les chromosomes les plus courts sont en même temps les plus épais: il n'y aurait pas, en réalité, de différence du volume chez ces derniers, mais seulement un déplacement du contenu, une modification de la forme". Hier also wäre dementsprechend nur eine ganz äußerliche Formverschiedenheit zu postulieren, die beim ersten Anblick größere Differenzen hätte vortäuschen können.

In Geweben mit Kernen, die unter besonders modifizierten Stoffwechselverhältnissen stehen, wie z. B. den Tapetenzellen, sind denn auch oft erhebliche Veränderungen der Chromosomenform gegenüber den anliegenden Zellen beschrieben worden (s. z. B. BONNET 1912b für *Yucca*, *Asphodelus*, *Atropa*, *Cobaea* usw., GATES und REES 1921 für *Lactuca*; vgl. auch die Literatur auf S. 365). Für das Endosperm geben NĚMEC (1910a, S. 111—112) u. a. gleiches an. Und recht instruktiv sind endlich die Bilder, die TAHARA (1921, S. 21) für die verschiedenen Embryosack-Mutterzellen eines Nucellus von *Chrysanthemum* gibt. Die Größenunterschiede der Chromosomen zwischen „funktionierenden" und gehemmten Makrosporen sind außerordentlich groß.



Fig. 383. *Vicia Faba*. Kerne aus dem Urmeristem einer 48 Stunden lang eingegipsten Wurzel. b ein einzelnes Chromosom. In c ist gegenüber a die Chromosomenbildung vorgeschritten. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Und so dürfen wir wohl auch sagen, daß die häufig zu beobachtenden Größendifferenzen der Chromosomen in den Sexualzellen sicherlich rein trophisch bedingt sind (vgl. z. B. FARMER u. DIGBY 1914, S. 22), umsomehr als sie unmittelbar vor der Kerncopulation ausgeglichen werden können, und die Chromosomen der ersten „Furchungs"-teilung einen Unterschied zwischen den beiden elterlichen Sätzen nicht mehr erkennen zu lassen brauchen.

Trophisch sind ferner auch die Differenzen aufzufassen, die wir zwischen den Chromosomensätzen der verschiedenen Formen bei Heterostylen nachweisen. Dabei interessieren uns in erster Linie diejenigen Pflanzen, die in ein und derselben Blüte zweierlei Pollenkornsorten erzeugen, also die „blütentrimorphen" Gewächse. Ich selbst (TISCHLER 1918a) habe *Lythrum Salicaria* daraufhin untersucht. Die Chromosomen und die Kerne der beiderlei Pollenkörner einer Blüte weisen nur geringe Unterschiede auf, aber ein wenig überragen die der größeren doch die der kleineren an Masse. Weit mehr differierten die Zellinhalte; nur wird die Menge der eingelagerten Reservestoffe, die

das mit bedingt, schwer abzuschätzen sein. Bei den Eizellen waren die Kerne etwas an Größe verschieden, jedoch ganz ohne Beziehung auf die Heterostylie.

Die Heterodistylen haben immer nur eine Sorte Pollen in einer Blüte. Man kann also nur verschiedene Individuen miteinander vergleichen. Miß N. E. STEVENS (1912b) zeigte zuerst, daß bei *Fagopyrum esculentum*, besonders deutlich in den Anaphasen der heterotypen Teilung, die Chromosomen in den beiden Rassen etwas ungleiche Größe haben. Bereits *Houstonia coerulea* ließ weit weniger ausgeprägte Unterschiede erkennen. Weitergehende Differenzen schienen jedoch wieder nach DAHLGRENS (1916) Forschungen bei *Primula* aufzutreten. Er fand sowohl die Kernspindel wie auch die Chromosomenform in den Pollen-Mutterzellen der brevistylen Form viel größer als in der longistylen. Dementsprechend waren auch die Kerne verschieden groß. Ich wies (TISCHLER 1918c) dann darauf hin, daß in der Tat häufig solche Größenunterschiede in den Nuclei zu beobachten sind, daß diese aber nur Extrem-Varianten darstellen und daß sich schon nach geringem Suchen Fälle auffinden lassen, in denen die Kerne der longistylen Rasse nicht wesentlich kleiner sind als die der brevistylen (vgl. auch die Maßangaben auf S. 29). GREGORY (1914) hatte für gigas-Rassen überhaupt keine Differenzen zwischen lang- und kurzgriffligen Formen nachgewiesen.

Trophisch bedingt ist jedenfalls auch die Erscheinung, daß bei Veränderung des Teilungsrythmus die Chromosomen größer oder kleiner werden als bei einem „normalen“ Vergleichsmaterial. Größere Teilungsfiguren sind z. B. an den Prothallien von *Dryopteris mollis* zu sehen, die Aposporie zeigen (YAMANOUCHI 1908c, S. 297). Und Verkleinerung der Chromosomen ist bei „Furchungsteilungen“ (s. oben S. 246ff.) oft zu konstatieren. Das gilt für pflanzliche wie für tierische Beispiele. Für letztere hat Frl. ERDMANN (1908a, b) genauere Messungen gemacht und versucht, eine gesetzmäßige Abnahme der Chromosomengröße dabei festzustellen. So konnten nach ihr bei Echinodermen die Chromosomen auf dem Pluteus-Stadium „nur $^{1}/_{40}$ des Volumens von den Chromosomen der ersten Spindel besitzen“ (1908a, S. 879). Andere Autoren (so BALTZER 1909) haben indes die Resultate Frl. ERDMANNS bisher nicht bestätigt, und GODLEWSKI (1909, S. 143ff.) sagte daraufhin zusammenfassend: „Wir sehen also, daß die Sache noch nicht definitiv erledigt ist“. Es ist mir nicht bekannt geworden, daß in den letzten dreizehn Jahren darin eine Änderung eingetreten wäre.

Gerade all solche trophischen Einflüsse werden im Einzelfalle die Feststellung etwa wirklich vorhandener genotypischer Differenzen stark erschweren. Nur da, wo letztere so sehr in die Augen fallen wie bei den oben genannten Rassen, oder wo genaue Messungen an umfassendem Material Unterschiede erkennen lassen, dürfen wir von gesicherten genotypischen Unterschieden sprechen. Dazu kommt ferner, worauf auch HAECKER (1907, S. 44—45, 53ff., 1912, S. 110) und KUWADA (1910, S. 220) aufmerksam machen, daß die einzelnen Chromosomen eines Kerns ungleich rasch wachsen können. So werden Größen- und Form-Unterschiede mitunter vorgetäuscht, die nicht real existieren und die bald wieder ausgeglichen werden. In diesem Zusammenhange sei noch auf die Ausführungen von GREGORY (1905) für *Lathyrus*-Bastarde verwiesen.

Wir wissen nicht, warum in anderen Fällen trotz trophischer Veränderung der Zellen die Chromosomen doch die gleiche Größe behalten können. Wir hörten ja oben schon, daß das z. B. bei heterostylen Gewächsen vorkommen kann, aber nicht muß. Ein zoologisches Beispiel, das noch viel schlagender ist, lieferte uns MONTGOMERY (1910). Bei der Hemiptere *Euschistus spec.* sind in einzelnen Follikeln des Hodens die Spermatocyten, Spermatiden und Spermatozoen konstant erheblich größer als in anderen desselben Individuums. Allein (S. 128) „Euschistus presents a very beautiful and decisive natural experiment, in which cells of the same kind receive different degrees of nutrition, and in which despite marked growth differences of other substances the mass of chromatin remains very constant".

Aus den bisherigen Auseinandersetzungen kann man wohl allgemein den Schluß ziehen, daß es sich bei der Formbildung der Chromosomen um noch durchaus ungeklärte, von Außen- und Inneneinflüssen stark abhängige Prozesse handelt. Aber es geht doch nicht an, absolute Negation zu üben, wie das V. TELLYESNICKI (1905, S. 424) tut, wenn er die Karyotin-Substanzen einfach als „Nucleokrystallin" bezeichnet und damit andeuten will, daß es sich dabei um so bedeutungslose Bildungen wie die von Kristallen handelt, bedeutungslos in dem Sinne, daß die Größenordnungen, in denen sie auftreten, rein „zufällige" sind. DELLA VALLE (1911, 1912, 1913) möchte nun ganz generell die Gesetze, die beim Entstehen von Kristallen gültig sind, auf die von Chromosomen übertragen wissen und somit in ihnen nur eine besondere Art von „Eiweißkristallen" sehen. Dann würde allerdings Form und Größe ohne jede tiefere Bedeutung sein. DELLA VALLE glaubt insbesondere bei *Salamandra maculosa* und anderen Tieren beobachtet zu haben, wie Chromosomenzahlen und -größe in beständiger gegenseitiger Beziehung zu einander stehen und innerhalb eines und desselben Individuums außerordentlich variieren können. Wir meinen, auf diese Lehre so eingehend geantwortet und sie „ad absurdum" geführt zu haben (TISCHLER 1915b, S. 241—244), daß es unnötig ist, hier nochmals alle Argumente zusammenzustellen, die gegen DELLA VALLE sprechen[1]. Nach unserer festen Überzeugung ist sie nur noch von historischem Interesse, und seine These (1912, S. 145), „che il numero dei cromosomi di una mitosi è il quoziente fra la quantità di cromatina disponibile e la grandezza media di cromosomi", ist völlig unhaltbar. Gerade die Kerne mit verschieden großen Chromosomen, für die wir von Jahr zu Jahr mehr Beispiele kennen lernen, sind geeignet, der Lehre DELLA VALLES jeden Kredit zu entziehen[2]. Die „Individualität" der Chromosomen ist heute nicht mehr von der Hand zu weisen.

Gegen die Individualitätslehre kann eigentlich nur noch die Tatsache angeführt werden, daß in den Ruhekernen die Chromosomen

[1]) Vgl. a. LEVY (1921, S. 106) und SHARP (1921, S. 163) sowie die hier angegebene zoologische Literatur.

[2]) Selbstverständlich sind in dieses Verdikt nicht DELLA VALLES Versuche eingeschlossen, die Chromosomen-„Ausfällung" in den Prophasen in gewisser Weise mit Kristallisationen zu vergleichen (s. oben S. 334). Nur setzte der italienische Zoologe irrtümlicher Weise voraus, daß die gesamte chromatische Substanz eines Kerns in sich qualitativ gleich sein müsse. Hätte er nur eine „Entmischung" des „Chromatins" in „Kristallform" innerhalb eines „Kernbezirks" gelehrt, würden wir uns leicht haben verständigen können.

scheinbar verschwunden sind. Aber wir haben ja oben (S. 330) so eingehend auf die allmähliche Alveolisierung resp. Vermischung der Colloide von Karyotin und Karyolymphe in den Telophasen, sowie auf die entgegengesetzt gerichteten Vorgänge in den nächsten Prophasen hingewiesen, daß wir uns über die rein physikalischen Änderungen jetzt klar sein werden. Jede Leugnung der Individualitätslehre muß mit einer totalen Durchmischung der gesamten Kerncolloide während der Ruhephasen rechnen. Dafür aber haben sich noch keine Beweise beibringen lassen.

In einigen besonders markanten Fällen kann man auch die Anordnung der Chromosomen innerhalb des Kernes als Stütze für ihre Individualität benutzen, da sie in den Prophasen einer nächstfolgenden Teilung genau in derselben Stellung zu liegen kommen, in die sie während der vorhergehenden Telophasen eingingen. Das hatte vor allem TH. BOVERI (1887, s. Rés. 1904) für die Furchung von *Ascaris megalocephala* nachgewiesen, nachdem bereits RABL (1885) für *Salamandra* gezeigt hatte, „daß die Stellung der Schleifen in dem zur Teilung sich vorbereitenden Kern ungefähr die gleiche ist wie diejenige der Tochterschleifen, die den Kern gebildet hatten“ (s. BOVERI 1909, S. 182, vgl. auch VEJDOVSKY 1907, S. 61). Und ebenso weisen z. B. Miß FERGUSON (1904) selbst für die zweite Tochterkerngeneration der *Pinus*-Zygote, zahlreiche andere Forscher (s. Literatur oben S. 477) für die ersten Teilungen der Zygoten, darauf hin, daß hier trotz vorheriger scheinbar völliger Vermischung der Kerncolloide doch die ♀ und ♂ Chromosomengruppen ganz reinlich getrennt zum Vorschein kommen (vgl. dazu auch BONNEVIE 1908a, 1911 und CL. MÜLLER 1910, 1912). Besonders wird das natürlich da der Fall sein, wo die Eltern in ihren Chromosomenformen stark differierten, d. h. bei bestimmten Bastarden. Schon vor langen Jahren beschrieb METCALF (1902) einen derartigen Fall für *Gladiolus*-Hybriden. Der Chromosomensatz war hier aus deutlich zweierlei Anteilen zusammengesetzt, „one group consisting of short, thick straight or slightly curved chromosomes of irregular contour, the other of longer, more slender chromosomes of regular contour“ (vgl. dazu oben S. 436).

Sehr sonderbar ist auch das Verhalten von *Carex aquatilis* (STOUT 1913), bei der sogar die Chromosomen in Form von Chromocentren im Ruhekern in regelmäßiger reihenweiser Anordnung verfolgt werden konnten. Und zwar schien es dem Autor, daß diese in allen Kernen in ungefähr der gleichen Art und Weise vor sich ging. Aber das ist doch sicherlich nur eine Ausnahme. Und NĚMEC (1910a, S. 257—260), der die ganze Frage sorgfältig diskutiert, schließt seine Besprechung mit den Worten, daß „für Kerne, welche eine längere Ruheperiode durchmachen, eine Lageveränderung der Chromosomenbezirke“ anzunehmen sei. „Die Polarität, oder allgemein gesagt, die Anordnung, welche sie bei der letzten Telophase eingenommen hatten, ist durch Lage- und Formveränderungen der Chromosomenbezirke verloren gegangen.“ Ja YAMANOUCHI (1910, S. 7) bemerkte für *Osmunda cinnamomea*, daß selbst während der doch sehr schnell aufeinanderfolgenden beiden meiotischen Teilungsschritte die Chromosomen in eine andere Lage gekommen sind. Denn die V-förmigen Bildungen (die Form rührt von der vorzeitigen Längsspaltung her) traten nach der Interkinese anders als vorher auf. „There might have occurred some movement of parts of the chromatin network.“ Ähnlich berichtet

van Wisselingh (1921) neuerdings von fortwährenden Änderungen der Chromosomenstellungen bei *Spirogyra*.

Gleichfalls einen Spezialfall, der nur unter besonderen Bedingungen realisiert ist, bildet wohl auch das Zusammentreten zweier Chromosomen zu Paaren. Im Jahre 1901 suchte Montgomery (a, b) zuerst wahrscheinlich zu machen, daß bei jedem Befruchtungsakt sich die homologen ♀ und ♂ Chromosomen einander nähern und dann ein Paar bilden können (vgl. auch oben S. 358). Diese paarige Anordnung kann nun in den folgenden somatischen Kernteilungen erhalten bleiben. Strasburger (1905c) fand das besonders deutlich bei *Galtonia* und *Hosta*, also gerade bei Pflanzen mit besonders ungleichgroßen Chromosomen, wo man es auf den ersten Blick leicht hat, die entsprechenden homologen Kernsegmente herauszufinden. Seitdem wies er immer wieder (1907b, 1908b, 1909a, b, 1910a, c, 1911) auf das allgemeine Vorkommen dieser Erscheinung hin. Ebenso haben zahlreiche andere Forscher gleiches gesehen. Miß Sykes (1909) fand es bei *Hydrocharis*, *Melandryum* und *Bryonia*, I. B. Overton (1909a) bei *Calycanthus*, Stomps (1910) bei *Spinacia*, Němec (1910a) bei *Ricinus*, Malte (1910) bei *Mercurialis*, Kuwada (1910) bei *Oryza*, Tahara (1910b) bei *Morus*, Cl. Müller (1910, 1912) bei sehr vielen Monocotylen (s. Fig. 384, 385, vgl. auch Fig. 365), M. Ishikawa (1911a) bei *Dahlia*, Gates (1912) bei *Oenothera*, H. Schneider (1913a) bei *Thelygonum*, Stout (1913) bei *Carex*, Reed (1914) bei *Allium*, Rosenberg (1918) bei *Crepis*, Tahara (1921) bei *Erigeron* usw. Von zoologischen Objekten sei in erster Linie auf die Studien von Metz (1916a, b) für Dipteren (*Drosophila*) verwiesen; die Erscheinung der paarweisen Lagerung je zweier somatischer „zusammengehöriger" Chromosomen wurde hier als ganz allgemein verbreitet nachgewiesen[1]; (vgl. weitere zoolog. Literatur bei Sharp 1921, S. 160).

Öfters scheint die vorhandene Anordnung auch erst unter Einwirkung besonderer Außenfaktoren deutlicher zu werden. So berichtet uns Němec (1906), daß in Wurzelspitzen von *Vicia Faba*, *Galtonia candicans* und *Hyacinthus orientalis*, die mit Benzindämpfen behandelt waren, die paarige Anordnung der Chromosomen viel klarer zutage trat, als in den unbeeinflußten Wurzeln. Und so mögen verschiedene Autoren, welche die von anderen beobachtete paarweise Anordnung nicht in ihrem Material aufdecken konnten, vielleicht Zellen vor sich gehabt haben, die zufällig unter etwas anderen Bedingungen gewachsen waren. Grégoire (1912) hatte z. B. die paarweise Lagerung der Chromosomen bei *Allium* geleugnet, für die Reed (1914) sich einsetzte. Bonnet (1912a) bestreitet für die von Cl. Müller (1910) untersuchte Gattung *Yucca* direkt, daß in dessen Beschreibungen über Chromosomenanordnungen mehr als Zufallserscheinungen vorlägen. Modilewski (1918) findet zwar für *Neottia* häufig die Paarung, legt aber auch kein sonderliches Gewicht darauf, und D. Carruthers (1921) sah nur ausnahmsweise bei *Hyacinthus orientalis* Chromosomenpaare, während wieder de Mol (1921, S. 49, s. a. S. 102ff.) angibt, sie wären hier relativ häufig anzutreffen. Auch Lundegårdh (1912a, S. 438 bis 442) und Sharp (1921, S. 160) schließen sich dieser skeptischen Be-

[1]) Für die Paarung von „Chromocentren" vgl. oben S. 66, ferner Suessenguth (1921, S. 318ff.).

trachtungsweise an. Ja ersterer Forscher möchte selbst soweit gehen, daß er, ausgenommen in gewissen besonderen Kernsorten, wie denen der Tapetenzellen, die Paarung vegetativer Chromosomen für noch unbewiesen ansieht. Das geht wohl sicherlich zu weit. Auch uns sind im Laufe unserer cytologischen Untersuchungen oft Bilder vor Augen getreten, wo einzelne Chromosomenpaare unverkennbar zusammenlagen. Und das ist auch von vornherein wahrscheinlich. Denn wie sollen sonst zu Beginn der heterotypen Teilung die „zugehörigen“ Chromosomen sich „plötzlich aufsuchen“ und sogar miteinander zu einem Paare vereinigen, wenn nicht irgend eine Art von „Anziehung“ zwischen ihnen dauernd vorhanden ist[1]); (vgl. dazu auch neuerdings GELEI 1921, S. 132ff.).



Fig. 384. *Nerine rosea.* Kernplatte in Polansicht. Chromosomen durchweg in Paaren. a_1 und a_2 sind zufällig nicht gepaart. Vergr. 2250. (Nach CL. MÜLLER.)

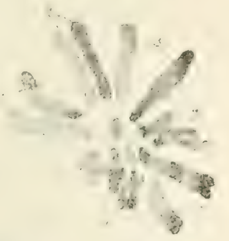


Fig. 385. *Galtonia candicans.* Kernplatte in Polansicht. Chromosomen durchweg in Paaren. Paarling 4a und 6a haben sich um 90° gedreht und zeigen ihre Längsspaltung. Vergr. 1500. (Nach CL. MÜLLER.)

Ich erinnere hier weiterhin nochmals an die Streitfrage, ob Para- oder Metasyndese, und an die Antwort, die wir oben (Kap. 6) für die verschiedenen Pflanzenklassen darauf gegeben haben.

Können nun auch mehr als 2 Chromosomen zu einem „Paar“ angezogen werden? STRASBURGER (1910a, 1911) konnte niemals in Endospermen mit ihren triploiden Chromosomensätzen Paare zu dreien aufdecken, und so meinte er denn, daß die Anziehung, die zwischen je zwei Chromosomen vorhanden sei, nach Herstellung dieses Paars ihre „Sättigung“ erfahren habe (s. a. KÜSTER 1915, S. 788). Auch RUTGERS und PALM (1917, S. 121) geben noch neuerdings für *Aucuba japonica* an, daß von den Chromosomen nur ca. ²/₃ in Paaren lägen. Mit dieser Vorstellung stimmte ferner, daß in chloralisiertem Gewebe bei syndiploiden Kernen nicht Chromosomen zu vieren, sondern höchstens zu zweien nebeneinander lagen. Nun hat aber NĚMEC (1910a, S. 118) bei *Ranunculus Ficaria* im Endosperm Gruppen von 2 und, allerdings seltener, auch solche von 3 gesehen, und EM. MARCHAL (1912) beschrieb bei seinen aposporen

[1]) In diesem Zusammenhang gewinnt die Beobachtung CANNONS (1903b, S. 523) Interesse, daß bei gewissen *Pisum*-Sorten nur in der unmittelbar der heterotypen Teilung vorangehenden somatischen Mitose eine solche Paarung zu beobachten ist.

Rassen von *Amblystegium serpens* selbst solche zu je 4 Chromosomen (s. Fig. 386 c). Gerade dieses Moos, verglichen mit *Amblystegium riparium* (a) zeigt, daß offenbar doch etwas Bedeutungsvolles an den Stellungsverhältnissen der Chromosomen sein muß. Aus unserer obigen Liste können wir ersehen (s. S. 547), daß *A. serpens* 12, *A. serpens bivalens* 24, *A. riparium* gleichfalls 24 Chromosomen besitzt. Nach den Zeichnungen lassen die Chromosomen der beiden Species keine deutlichen Größenunterschiede erkennen. Aber die Gruppierung ist bei beiden eine andere (Fig. 386 a und c). Von zoologischen Daten sei noch in diesem Zusammenhange auf die Arbeit von METZ (1916 a, S. 252) verwiesen, wo wir für syndiploide Zellen über Anordnung zu je 4, ja selbst zu je 8 Chromosomen hören. Immer aber handelt es sich wohl um Extremfälle.

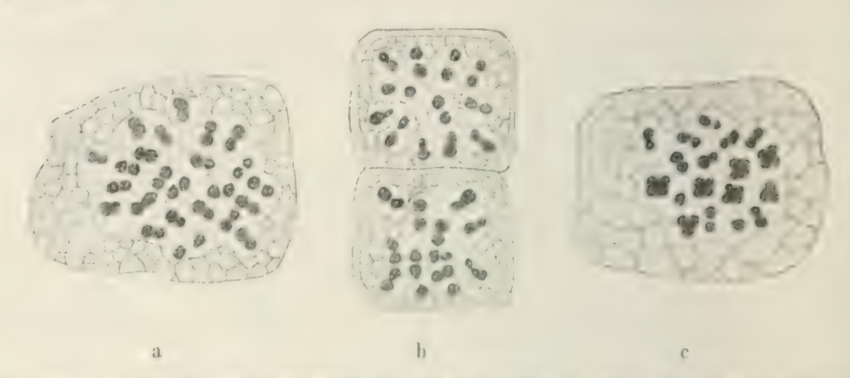


Fig. 386. a *Amblystegium riparium*, b *Ambl. serpens*, c *Ambl. serpens var. bivalens*. Heterotype Teilungen, z. Tl. in Anordnung zu je 2, bei c auch in einer zu je 4 Chromosomen. Vergr. 2250. (Nach EM. MARCHAL.)

Nun kennt man auch einige wenige Beispiele, in denen eine Paarung gewisser Chromosomen an „unerwarteter" Stelle vorhanden ist, und man könnte „ex hypothesi" auf eine Polyploidie des betreffenden Individuums schließen. Solches beschrieb KUWADA (1910, S. 272) in der homöotypen Mitose, also nach Trennung der „zueinandergehörigen" ♂ und ♀ Chromosomen, in der trotzdem einige Chromosomen noch Paare bildeten. Ähnliches sah TAHARA (1910b) für *Morus* und M. ISHIKAWA (1911a) für *Dahlia*. Vor allem sind aber hier die Beobachtungen von ROSENBERG (1917) an *Hieracium* und von HAASE-BESSELL (1921) an *Digitalis* zu erwähnen (s. oben S. 439 u. 446).

Unter den „ungepaarten" Chromosomen konnten sich nämlich sekundär wieder neue Paare bilden. Und beide Forscher sind mit Recht geneigt, hier auf eine Art von Homologie bei ihnen zu schließen. Übrigens waren ja gerade *Hieracium* wie *Digitalis* schöne Beispiele dafür, daß auch die „normale" gegenseitige Chromosomenbildung während der allotypen Teilungen je nach den Außenumständen wechseln konnte.

Als letzten Fall dafür, daß bei Hybriden aus der Anordnung der Chromosomen auf den Grad der Hyperploidie der Eltern geschlossen werden kann, sei auf STOMPS' (1919) *Narcissus poeticus gigas* × *Tazetta* verwiesen. Hier waren in den somatischen Kernen gelegentlich Gruppen von 3 Chromosomen anzutreffen, von denen zwei wohl auf den

einen (syndiploiden) Elter und einer auf den anderen (diploiden) kamen. Die Gruppenanordnung ist aber hier überhaupt nicht sehr ausgeprägt. Auch die normalen „Zweier-Gruppen“ blieben Ausnahmeerscheinungen.

Die Chromosomenanordnung innerhalb einer Kernteilungsfigur ist sonst wohl häufig mechanisch bedingt, namentlich wo Chromosomen von sehr verschiedener Größe vorhanden sind. So wird übereinstimmend angegeben, daß bei *Hosta*, *Yucca* usw. die langen Chromosomen mehr nach der Peripherie, die kleinen sich mehr nach dem Centrum hin orientieren (vgl. dazu oben S. 328, s. a. Fig. 365 auf S. 625; außerdem DE MOL 1921, S. 49). Über die wirklich treibenden Kräfte dabei wissen wir freilich kaum etwas.

Auch wo keine solchen Größenunterschiede existieren, können wir aus Vergleichen nahe verwandter Rassen zuweilen die mechanische Bedingtheit der Anordnung im Einzelfall erschließen. So berichtet uns Miß N. E. STEVENS (1912b), daß bei der kurzgriffligen Form von *Fagopyrum esculentum* in der Interkinese der Pollen-Mutterzellen 6 Chromosomen peripher und 2 in der Mitte liegen, daß dagegen bei der langgriffligen, deren Chromosomen etwas kleiner sind, 7 periphere und 1 centrales sich vorfinden.

Eine sonderbare Vorstellung über den Einfluß der „Ernährung“ auf die an distincter Stelle im Kern befindlichen Chromosomen machte sich W. T. SWINGLE (1913) in seiner „Zygotaxis“-Hypothese. Er meinte nämlich, daß die an der Kernperipherie liegenden besser ernährt würden als die anderen, und demzufolge während der Ontogenese mehr zu „wirken“ Gelegenheit hätten. Ihre Gene würden also dazu neigen epistatisch zu sein. Das würde letztenfalls eine Aufnahme von WEISMANNS (s. z. B. 1913) „Germinalselektion“ in modernem Gewande bedeuten. Ich halte aber SWINGLES Versuch, gewissermaßen auf Modifikationen der Chromosomenform solche Vorgänge zurückzuführen, die wir als Knospen-Mutationen benennen, für sehr interessant. Denn daß eine bestimmte „Ernährung“ schließlich einmal einen Anstoß zur „Idiokinese“ (HAECKER 1921) abgeben wird, kann nicht geleugnet werden, wenn auch die diesbezüglichen Versuche MAC DOUGALS (1915) noch nicht sehr ermutigend sind.

d) Chromosomen und Bastardspaltung.

Inhalt: Übertragung der ♂ Kerne im Sexualakt. MEVES' Lehre von der Individualität der „Chondriosomen“. Kerne und „Erbsubstanz“. Die chemische Natur der Gene und ihre Wirkung für das Zellleben. ROUXs Deutung der Chromosomenlängsspaltung im Lichte der neueren theoretischen Vorstellungen. Die Stellung der Amitose. Übereinstimmung des Verhaltens der Chromosomen in den allotypen Teilungen mit den Erfahrungen der Vererbungsforscher bezüglich der Bastardspaltung. Beweise der gegenseitigen Bedingtheit bei Haplonten von Pilzen, Algen, Moosen und Gametophyten höherer Pflanzen. Die Determinierung der Sexualität und die Reduktionsteilung. Intersexualität. Zoologische Beweise für die Sonderstellung der Kernsubstanz bei der Vererbung. „Eigenschaftsübertragung“ durch Cytoplasma und Plastiden. Die Bedeutung des Eizellplasmas für die Entwicklung der Organismen. Qualitative Ungleichheit der Chromosomen. Lokalisation der Gene innerhalb der Chromosomen. Die Chiasmatypie und „Crossing over“. Koppelung der Gene. Die Bedeutung der Chromomeren vom Erblichkeitsstandpunkt aus. Andere Möglichkeiten gegenseitiger Beeinflussung der Chromosomen. Umformung der Gene durch „Idiokinese“ (Mutation) in quantitativer oder qualitativer Hinsicht („Idioauxesis“ resp. „Idiomeiosis“, „Idiometabolie“). Die Sterilität und der Chromosomen-Mechanismus. Zurückführung von Sterilität auf einzelne Gene. Sterilität infolge Nichtzusammenpassens der beiderelterlichen Chromosomensätze („Antibiose“). Komplexheterozygotie. Chromosomenforschung und Descendenzlehre.

Wir haben bei unserer Besprechung der Kernfusionen im Sexualakt gehört, daß in gewissen Fällen mit der Sicherheit, die das mikroskopische Bild überhaupt gewährt, geschlossen werden kann, daß nur die beiderlei Kerne, nicht daneben noch ♂ und ♀ Cytoplasma miteinander zur Verschmelzung kommen (s. oben S. 485). Daraufhin haben bereits vor Jahren STRASBURGER (1884a) und O. HERTWIG (1884) unabhängig voneinander die Vermutung ausgesprochen, daß in den Kernen allein die „Erbsubstanzen" gelagert seien[1]). NUSSBAUM (1884), WEISMANN (1885) und KÖLLIKER (1885, 1886) führten diesen Gedanken näher aus. Und WEISMANN hat darauf ja speziell seine klassisch gewordenen Vorstellungen über die „Continuität des Keimplasmas" entwickelt. Aber er nahm noch für jede Zellart ein besonderes „Idioplasma" an (s. z. B. noch 1892, S. 43), und erst bei KÖLLIKER finden wir diejenige Lehre, die uns jetzt die korrekte zu sein scheint, daß das Gesamt-„Karyoplasma" in allen Geweben eines Organismus qualitativ einander gleich wäre.

Von vielen Seiten, namentlich von der der Physiologen, wurde darauf erwidert, daß der Nachweis einer absoluten Nichtübertragbarkeit von ♂ Cytoplasma im Sexualakt unmöglich zu führen sei. Und selbst ein so hervorragender Karyologe der Neuzeit, wie es FARMER ist (1907b), möchte glauben, daß wohl sogar bei den Blütenpflanzen immer wenigstens Spuren von Plasma eingeführt werden. In ihnen aber könnten ja schon jene „Enzyme" enthalten sein, die für die Weiterentwicklung genügten.

Nun kam dazu, daß bei zoologischen Objekten sich in der Tat zeigte, daß hier wohl stets etwas von den sonstigen Inhaltsstoffen der ♂ Sexualzellen ins Ei eingeführt wird. Vor allem werden da die „Mitochondrien" oder „Chondriosomen" immer wieder genannt. MEVES (1918b) begründete sogar daraufhin eine besondere Vererbungslehre. Aber seine „Plastosomen-Theorie der Vererbung" ist für den Botaniker schon deshalb ganz unmöglich, weil wir günstiger gestellt sind als die Zoologen und in vielen Fällen sicherlich das Fehlen jeglicher Plastosomen-Übertragung beweisen können. Daraus könnte man dann einen Rückschluß auf die Bedeutungslosigkeit in anderen Fällen ziehen. Dazu kommen ferner die Argumente der Zoologen, die darauf hinweisen, daß an irgend welche „Individualität" der Plastosomen gar nicht zu denken sei, also ein Analogon zu den Chromosomen sicher fehle, und daß sogar Fälle nach MEVES selbst bekannt wären, bei denen die genannten „♂ Plastosomen" alle in eine Blastomere des Keimes zu liegen kämen und somit aus den anderen, die doch gleichfalls beiderelterliche Charaktere aufwiesen, ausgeschlossen würden. Die ganze Lehre ist darum für uns nicht erst ernsthaft zu diskutieren.

Schwieriger ist der Einwand zu nehmen, daß etwas „farbloses" Cytoplasma neben dem Kern in die Eizelle eindringt. Und es ist sicher, daß oft sogar eine erhebliche Menge davon hineingelangen kann. Wir hörten oben (S. 474), daß z. B. bei den Farnen nicht nur eine völlige plasmatische Hülle, sondern selbst der Blepharoplast ins Ei mitgenommen wird. Und bei den Gymnospermen konnten gar noch andere Kerne,

[1]) Übrigens hat zuerst HAECKEL (1866, S. 288) die Wahrscheinlichkeit der Präponderanz des Zellkerns für die Vererbung ausgesprochen. Doch handelte es sich damals nur um eine geniale Conception, noch nicht um den Versuch, den Satz wirklich zu beweisen. NAEGELI (1884) hatte demgemäß noch viele Jahre später sein „Idioplasma" nicht ausdrücklich in den Kern verlegt.

Reservestoffe und eine breite Hülle ♂ Cytoplasmas übertragen werden (s. oben S. 476). Aber bei Gnetaceen (KARSTEN 1893a) und Angiospermen (s. Literatur oben S. 485) haben wir viele interessante Übergänge von abgegrenzten ♂ Sexualzellen zu „nackten Kernen". Die Tendenz ist für die Organismen zum mindesten daraus ersichtlich, das ♂ Cytoplasma als nebensächlich beiseite zu lassen. Und unsere im folgenden noch mitzuteilenden Deutungen experimenteller Befunde über die Verteilung der Erbanlagen werden uns helfen, den Indicienbeweis in der von STRASBURGER, O. HERTWIG usw. gewiesenen Richtung zu vollenden[1]).

Die Überschätzung morphologisch sichtbar zu machender Strukturen hat zeitweise im „Chromatin" die Erbsubstanz „κατ' ἐξοχήν" gesehen, eine Vorstellung, von der man sich aber wohl jetzt definitiv freigemacht hat (vgl. auch oben S. 45 ff.)[2]). Und leider ist selbst die Problemzuspitzung dahin, daß im Kern allein (s. besonders HARTOG 1898, HAECKER 1904a, KOSSEL 1911) die Nucleoproteide vorhanden seien, kaum gerechtfertigt (s. oben S. 40). Eine Reaktion auf all diese Hoffnungen, besondere morphologische Strukturen oder besondere chemische Körper mit der Übertragung der Erbsubstanzen, speziell der „Gene", verknüpft sein zu lassen, hat neuerdings infolge der Ausführungen A. MEYERS (1915, 1920 S. 438 ff.) eingesetzt. Er gibt die Möglichkeit zur Erwägung, daß vielleicht die ganzen Nucleoproteide rein ergastischer Natur wären und höchstens als die Basis zur Entfaltung der „Vitüle" zu gelten hätten. Diese sollen aus „Mionen" sich zusammensetzen und noch kleinere Bausteine, als es die Elektronen sind, enthalten. Daß die Vitüle dann nicht Eiweißstoffe mit ihren großen Molekülen darstellen könnten, ist selbstverständlich.

Danach wäre eine exakte Verknüpfung zwischen Karyologie und Erblichkeitsforschung vorläufig hoffnungslos. Aber der anfängliche Standpunkt JOHANNSENS (1909, S. 376), am liebsten eine scharfe Trennung der Forschungsgebiete aufrechtzuerhalten, da „voreilige Hypothesen . . hier nur zu leicht die Sache dunkler machen können, statt klärend zu wirken", ist lange als überholt zu betrachten und wird auch von dem dänischen Autor selbst nicht mehr vertreten (1913, S. 606, 622 ff.). BATESON (1916) freilich, der ebenso wie JOHANNSEN einer der Führer in der experimentellen Erblichkeitsforschung ist, zeigt sich als der hartnäckigere Skeptiker. Auch er wird aber die Zusammenarbeit nicht aufhalten können, denn wir haben schon in den vorigen Kapiteln, so bei den Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und -Form und gewissen Außencharakteren darauf hingewiesen, daß im Gegenteil alles dafür spricht, daß wir die Scheidewände möglichst bald einreißen sollen (vgl. auch HAECKER 1907, 1912, 1921; GOLDSCHMIDT 1913d, S. 300, 1920d; TISCHLER 1915b, 1920; DÜRKEN 1919).

Nur scheint es uns korrekt zu sein, den etwas verschwommenen Begriff „Erbsubstanz" für eine schärfere Analyse zu opfern. Mag er für oberflächlichere Betrachtungsweise seinen gewohnten Platz weiter

---

[1]) Vgl. von den vielen Zusammenfassungen z. B. die von WEIGERT (1887), STRASBURGER (1905b), ARENS (1907b), O. HERTWIG (1909), BLACKMAN (1911c), PRENANT (1912).

[2]) Auch STRASBURGER (1905c, S. 32, 1907a, S. 173, 1910b, S. 261 usw. hat das gegen Ende seines Lebens noch ausdrücklich ausgesprochen. Damit wird wohl zum großen Teil auch die Polemik gegenstandslos, die FICK (1905, 1907) gegen die „Nur-Morphologen" eröffnete (vgl. FICK 1909).

einnehmen. Wir können ihn bei präziserer Fragestellung nicht mehr brauchen. Denn wir unterscheiden bereits deutlich verschiedene Gruppen von Stoffen, die sich ganz different verhalten. Die wichtigsten sind unzweifelhaft die „Gene“.

Sie sind freilich auch erst in ihren Wirkungen bekannt, aber wir können mit ihnen doch schon wie mit chemischen „Individuen“ arbeiten. Man kann sagen, daß sie „gleichsam dirigierend oder richtend auf gewisse plasmatische Umsetzungen der Zelle wirken“ (LUNDEGÅRDH 1910a, S. 308). Ja man kann sie direkt als: „Determinationsfaktoren“ (HAGEDOORN 1911, S. 16) oder „Determiners“ der Entwicklung (E. B. WILSON 1912b, S. 57f., 1913, S. 825), besser vielleicht noch als „Differenzierungs“-Faktoren (1914, S. 351) bezeichnen, sofern man nicht vergißt, daß noch andere Stoffe „are concerned in the production of every character“. REINKE (1918) identifizierte die Gene direkt mit seinen „Dominanten“, denen er bekanntlich eine „Eigengesetzlichkeit“ im Sinne von DRIESCH (1909a) zuschreibt. Vor kurzem hat er dann den sehr interessanten Versuch gemacht, sie im Sinne der „Quantentheorie“ als „morphogene Wirkungsquanten“ zu kennzeichnen und auch die „Impulse“ VON UEXKÜLLS mit seiner Vorstellung zu verbinden. Ausdrücklich betont er, daß es sich hierbei zunächst noch um etwas mehr als „rein chemisches“ handeln könne. Da man jedoch gewohnt ist, die in äußerst geringen Mengen anzunehmenden „katalytisch“ wirkenden Stoffe als Enzyme oder Fermente zusammenzufassen, so ist von manchen Seiten betont worden, daß den Genen Enzymcharakter zukommen müsse. DRIESCH (1906), FARMER (1907a, b), BATESON (1909), GODLEWSKI (1909, S. 251), HAGEDOORN (1911), v. PROWAZEK (1911), SPILLMAN (1911), HARPER (1912), ERDMANN (1912, S. 563), HAECKER (1912, 1921), PLATE (1913, S. 403), GOLDSCHMIDT (1913b, d, 1917, 1920a, b u. d), G. N. COLLINS (1914), LOEB u. M. M. CHAMBERLAIN (1915). BEIJERINCK (1917)[1]), MORGAN (1917, 1919, S. 245), TISCHLER (1920) u. a. führten das näher aus.

Aber wir brauchten neben den Fermenten, den „agents or primordia“ (FARMER 1907a, S. 8) noch besondere Stoffe, die jeweils die „richtigen“ Gene aktivieren (FARMER 1907b, S. 464), welche somit bestimmen, „which of the many potential characters of a cell shall actually developed“. Hier wäre man fast versucht, an die „Entelechie“ von DRIESCH (1909a) zu denken, die die Differenzierung im Organismus vornehmen und im Gegensatz zum anorganischen Geschehen Zusammengesetztes aus Einfachem herstellen soll. Denn es könnte selbst denkmöglich sein, daß die Gene nicht von den Eiweißstoffen des Kernes produziert werden. Wenigstens müßten das die vitalistisch orientierten Forscher annehmen, welche mit REINKE (1918) den „Dominanten“-Charakter der Gene be-

[1]) Dabei drücken sich nicht alle Forscher so klar wie z. B. BEIJERINCK aus. Er weist darauf hin, daß z. B. BATESON (1909) eigentlich nicht die Gene den Enzymen gleichsetzen, sondern nur als „etwas“ hinstellen will, das die Fermente produziere. Vgl. z. B. S. 266. „What the physical nature of the units may be we cannot yet tell, but the consequences of their presence is in so many instances comparable with the effects produced by ferments, that with some confidence we suspect that the operations of some units are in an essential way carried out by the formation of definite substances acting as ferments.“ Auch wir möchten demgegenüber mit BEIJERINCK meinen, daß, wenn sich die ganze Wirksamkeit der Gene in der Produktion der betreffenden Endoenzyme erschöpfen würde, eine völlige Deckung beider Begriffe eigentlich eine Selbstverständlichkeit ist.

tonen. Hier handelt es sich letztenfalls um so allgemeine Fragen, die in die Weltanschauung des einzelnen Autors eingreifen, daß es uns genügen muß, auf die Möglichkeit präziserer Formulierung für die Wirkungsweise „eigengesetzlicher" Kräfte hinzuweisen. Das betonte eigentlich bereits DRIESCH (1909 a II, S. 189), wenn er sagt: „In der Bildung oder Aktivierung von Fermenten sehen wir also hypothetisch die eigentliche fundamentale Rolle, welche die Entelechie spielt. Unsere Suspensionstheorie verbietet uns natürlich die Entelechie als wahre Schöpferin katalytischen Materials anzunehmen. Wir meinen vielmehr, daß auf der Basis des im Organismus wirklich gegebenen chemischen Systems eine unbeschränkte, obschon nicht strikte unendliche Variation von Reaktionen bezüglich der Bildung von Fermenten möglich ist. An dieser Summe möglicher Reaktionen hat Entelechie teil, indem sie durch Suspension und Suspensionsaufhebung das Mögliche regulatorisch wirklich werden läßt."

Eine Entscheidung, ob derartiges Geschehen tatsächlich gefordert werden muß, können und wollen wir nicht geben. Aber es lag uns daran, nicht in den Fehler so vieler Fachgenossen zu verfallen, alle hierhin zielenden Meinungen von vornherein für verfehlt zu halten.

Lassen wir diese Gedankengänge beiseite, so würden wir zum mindesten zweierlei verschiedene Sorten von Enzymen vor uns haben, von denen die ersteren die zweite Gruppe, die „Funktionsfermente", frei machen. Und diese würden „nach und nach freiwerdend in den Differenzierungsprozeß eingreifen und die Zellen in bestimmte Differenzierungsbahnen lenken (V. PROWAZEK 1911; ähnlich SPILLMAN 1911). So könnten wir auch mit PLATE (1913, S. 403) die Möglichkeit diskutieren, daß zunächst ein „Grundfaktor" vorhanden sein müsse und dieser durch ein Enzym, einen „Supplementfaktor" zur Entfaltung einer „positiven" Eigenschaft geführt wird. Den ersten würden wir in MENDELschem Sinne „recessiv", den zweiten „dominant" nennen.

Wir möchten also ausdrücklich unserer Meinung Ausdruck geben, daß wir den Begriff der Gene rein chemisch fassen, nicht nur als eine im Wesen unvorstellbare „Potenz", die notwendigen Stoffe zu erzeugen (vgl. über diese beiden Formulierungen z. B. FROST 1917). Damit entfernen wir uns zweifellos von den Ansichten mancher Erblichkeitsforscher, mit denen wir uns sonst in voller Harmonie befinden (z. B. von BAUR 1919)[1]).

Ich halte es vorläufig für müßig zu erörtern, ob die Gene „lebend" seien oder nicht (HAGEDOORN 1911, LOTSY 1914), sofern wir nicht analysieren können, bei welcher Zusammenfassung von chemischen „Bausteinen" zu Einheiten das Leben „anfängt".

Die Gene, die wir auch „Enzymoide" (TISCHLER 1920) benannt haben, um die Ähnlichkeiten, aber auch die Unterschiede, gegenüber echten „isolierten"[2]) Enzymen hervorzuheben, brauchen nun unseres Erachtens in den Gameten durchaus nicht immer in der gleichen Mannigfaltigkeit zu sein, in der sie durch das Experiment erschlossen

[1]) Auch JOHANNSEN (1913, S. 143, 666) verharrt in seinem starken Agnosticismus, muß aber doch schon das Zugeständnis machen (S. 667): „Der suchende Gedanke klammert sich an Katalysevorstellungen verschiedener Art".

[2]) Tatsächlich ist ja noch kein einziges Enzym in chemisch exaktem Sinne isoliert.

werden. Sie könnten in bestimmter gesetzmäßiger Weise auch aus „Progenen" hervorgehen, wie wir das bei den Fermenten, die aus Profermenten gebildet werden, kennen (SPILLMAN 1911, HAECKER 1912. S. 263, 1921, S. 239, GOLDSCHMIDT 1920d: vgl. a. Anm. 1 auf S. 650). So sagten LOEB u. M. M. CHAMBERLAIN (1915, S. 560): „The hereditary factor ... must consist of material which determines the formation of a given mass of ... enzymes, since the factors in the chromosomes are too small to carry the whole mass of the enzymes existing in the embryo or adult"[1]). Auch FREUNDLICHS (1919) Worte möchte ich ähnlich verstehen, der unter einem bestimmten Gen eine „bestimmte Gruppe von Reaktionen" auffaßt, „die zueinander abgestimmt neben- und nacheinander verlaufen". Ganz ähnliches meint jedenfalls HARPER (1919, S. 297), wenn er gegen die zu starke Betonung des „Präformistischen" der Gen-Lehre zu Felde zieht. Auch wir stehen solchen „neoepigenetischen" Vorstellungen sympathisch gegenüber, ja wir glauben darin allein eine Versöhnung der zwei uralten Gegensätze der „Evolution" und „Epigenesis" zu sehen. Nur so scheint es uns z. B. möglich, die doch sicherlich vorhandenen „Knospen-Mutationen" zu verstehen. Denn hier würden die jeweils auftretenden Gene erst im Laufe der Ontogenese geschaffen, indem die Progene infolge anderer als der gewohnten „Reaktionen" auch eine Veränderung der Reaktionsnorm des ganzen Organismus hervorrufen. Im Falle eine derartige „Idiokinese" nicht vorhanden ist und die Gene „zwangsläufig" aus besonderen Progenen hervorgehen, würde ja allerdings eine Differenz zwischen den beiden Gruppen nie zutage treten, wenigstens nicht solange man nicht genaueres über den sterischen Aufbau der Enzymoide weiß. Wenn wir trotzdem auch hier die „Proferment"-Hypothese unterstützen, sind es Erwägungen über die räumliche Beschränkung, die in den Kernen der Sexualzellen gegeben ist (vgl. a. LOEB u. CHAMBERLAIN).

Unsere Ausführungen sollen dazu dienen, das Ziel im Auge zu behalten, von dem Begriff des Gens als eines „Bildes", mit dem man bequem und praktisch arbeiten kann, sich immer mehr frei zu machen (vgl. auch SCHAXEL 1916, S. 17) und zum mindesten die Forderung aufzustellen, jene Stoffe in die Hand zu bekommen, die für die Produktion der Außencharaktere „phänogenetisch" (HAECKER 1918) verantwortlich zu machen sind.

Dann werden wir uns auch immer mehr von jener Starrheit in der Beurteilung der Gene entfernen, die die Väter der modernen Erblichkeitslehre doch andererseits so wundervoll benutzt haben, um das „Idioplasma" vor unseren Augen in „Erbformeln" zu zerlegen. Ein Forscher, der selbst dazu beigetragen hat, das ganze Forschungsgebiet mit in erster Linie auszubauen, nämlich CORRENS (1919a) findet sich jetzt auch unter den Vorkämpfern für eine — ich möchte fast sagen: mehr physiologische — Betrachtung der Gene. Er weist nämlich darauf hin, daß die Gene veränderlich sein können, indem sie „erkranken". „An das materielle Substrat des Gens, gedacht als ein großes Molekül, würde dieselbe Atomgruppe mehrmals, sagen wir zehnmal, angelagert werden können. Die Zahl wäre veränderlich, sie könnte unter (für das Gen) äußeren Be-

[1]) Von großem Interesse sind insbesondere die Versuche dieser Autoren, die Erbfaktoren, welche die Teilungsrate bei der Furchung der jungen Zygote bestimmen, auf bestimmte Mengen eines vorhandenen Enzyms zurückzuführen. Je mehr Enzym vorhanden ist, desto schneller folgen die Teilungen.

dingungen, die wir nicht kennen, zunehmen oder abnehmen. Jeder Zahl der Atomgruppen am Molekül entspräche ein bestimmtes Verhältnis von Weiß und Grün im Mosaik an der Pflanze" (scil. bei der *albo-variabilis*-Sippe von *Capsella bursa pastoris*). Damit sind wir aber im Prinzip nicht fern von den Vorstellungen angelangt, die GOLDSCHMIDT (1913b, 1920a, b, d) hegt, wenn er seinen „multiplen Allelomorphismus" resp. ein „Stärker-" oder „Schwächerwerden" von Genen lehrt[1]). Er wurde darauf durch das Studium von Schmetterlings-(*Lymantria*-)Kreuzungen geführt, bei denen er eine wechselnde epistatische Kraft gewisser Gene über andere konstatierte. Wir schließen uns diesen Erwägungen durchaus an, denn sie scheinen uns allein geeignet, das lebendige Wechselspiel der gegenseitigen Stoffbeeinflussung voll zur Geltung kommen zu lassen (vgl. auch weiter unten)[2]).

Ob wir dabei jedes dieser Enzymoide als eine gesonderte chemische Verbindung (LEHMANN 1920b) oder alle in einem Chromomer zusammenliegenden als ein „gemeinsames Molekül" auffassen sollen, wonach die einzelnen Gene dann nur Radikalcharakter hätten (RENNER 1920)[3]), ist z. Zt. nicht objektiv zu entscheiden. Ich persönlich neige ebenso wie REINKE (1921, S. 28) der ersteren Ansicht zu (vgl. dazu a. MORGAN 1919, S. 246).

Die Nukleoproteide haben wir nicht auf den Zellkern beschränken können. Die Gene dagegen müssen wir uns an ihn und nur an ihn gebunden vorstellen. Wir kennen noch kein einziges Gen, das wir uns im Cytoplasma „lokalisiert" denken können. Wenden wir uns jetzt zu den Beweisen für unsere These, so sei gleich von vornherein betont, daß kein Zweifel daran bestehen kann, daß wir überhaupt eine räumlich bedingte, gegenseitige Isolierung der Gene annehmen dürfen. Was HÖBER (1914, S. 736) von den Enzymen schreibt, können wir auch auf die Gene ausdehnen. „Es ist . . . vielleicht angemessener, die FR. HOFMEISTERsche Vorstellung (1901) von der chemischen Organisation der Zelle in der Richtung zu erweitern, daß die räumliche Trennung der Reaktionsorte nicht bloß durch die Indiffusibilität der Enzyme und anderer Kolloide vermittelt gedacht wird, sondern auch durch Affinitäten mechanischer, elektrischer oder vielleicht auch chemischer Natur, welche z. B. die Enzyme an bestimmten Orten im Innern der Zellen, an be-

[1]) Es sei in diesem Zusammenhange auf die sehr eigenartigen Befunde von BATESON und PELLEW (1920) verwiesen, die sie an der „Rogues" genannten *Pisum*-Rasse machten. Bei Kreuzung der typischen Rasse mit „Rogues" erhält man nicht nur in F_1 sondern auch in F_2 die abgeänderte Rasse und kein Aufspalten im MENDELschen Sinne. Dafür machte sich eine sehr eigenartige „gradational change in the numerical proportions of the gametes at the successive nodes" bemerkbar, die am besten so zu erklären wäre, daß die Rogues-Gene immer mehr epistatisch über die der typischen Rasse während der Ontogenese werden. Die englischen Autoren sprechen direkt davon, die letzteren Gene würden „left behind in the lower nodes". Bei den „Rogues" handelt es sich dabei um eine „Degenerations-Rasse".

[2]) Beweise in der Richtung, wie größere „Dosen" eines Gens auf die Außenmerkmale wirken können, würden wir von der Betrachtung der triploiden Endosperme erbringen können, wo einer ♂ zwei ♀ Dosen gegenüberstehen (s. CORRENS 1901b, HAYES und EAST 1915, FUJII und KUWADA 1916, WEATHERWAX 1919a).

[3]) Dieser Forscher möchte das aus der unten zu besprechenden gesetzmäßigen Lage der Gene folgern, die nach ihm nur möglich ist, wenn ein „straffer Verband" zwischen ihnen herrscht, wie er in einem Molekül gegeben ist. LEHMANN betont dazu, daß auch andere Verbände denkbar wären. Denn wir haben sie auch in Kolloiden, deren einzelne Constituenten nicht Radikale eines Moleküls sind.

stimmten Stellen der Grenzflächen zwischen Stroma und flüssigem Zellinhalt festhalten. Die FR. HOFMEISTERsche Vorstellung wäre alsdann auch nicht an die Annahme der strittigen Wabenstruktur des Protoplasmas gebunden, sondern vertrüge sich gerade so gut mit einer Netzstruktur oder sonst einer Struktur" (vgl. dazu auch RHUMBLER 1914, S. 533).

Daß gerade in den Kernen besondere Enzyme produziert werden, haben wir oben (S. 109) im Anschluß an LOEBS Hypothese von der Lokalisation der Oxydasen verfochten.

Schon lange vor unserer modernen Formulierungsmöglichkeit hatte weiterhin ROUX (1883) wahrscheinlich gemacht, daß speziell die Chromosomen als „boats loaded with characters determiners" (EAST 1915, S. 487) angesehen werden müssen. Wir hörten oben schon (s. S. 237), daß er die Längsspaltung, die in jeder Mitose sich an den Chromosomen zeigt, mit der Wichtigkeit dieser Kernbestandteile für die Lokalisation der Erbfaktoren in Verbindung brachte. Auch hatte er der Meinung Ausdruck gegeben, daß die Chromosomen „in linearer Richtung" nicht als qualitativ gleich betrachtet werden können, da das dem „Sinn der Längsspaltung" widersprechen würde[1]). Die geniale Deutung ROUXs wurde denn auch bald von fast allen Morphologen begeistert angenommen. Der Einwand, den FICK (1905, S. 185) dagegen machte, daß bei der großen Menge von zu postulierenden Einheiten diese zu flachen Scheiben von unendlicher Dünne und riesiger Breite anwachsen müßten, würde nur dann berechtigt sein (dann aber auch wirklich!), wenn wir für jedes Gen ein getrenntes „Corpusculum" fordern würden. Das ist aber sicherlich ganz unwahrscheinlich (GRÉGOIRE 1907b, TISCHLER 1908, SHARP 1920b). Wir haben oben (S. 312) im Anschluß an die Berechtigung der „Perlstrukturen" alle solche Corpusculartheorien abgewiesen und als einzige zur Zeit diskutierbare Unterabschnitte der Chromosomen die „Chromomeren" gelten gelassen (vgl. auch S. 628).

Auch die Tatsache, daß die Amitose physiologisch der Mitose nicht gleichwertig ist (vgl. oben S. 455ff.), muß in diesem Zusammenhange nochmals genannt werden. Wir hörten ja, daß alle Versuche, sie als beliebig für die Mitosen substituierbar hinzustellen, gescheitert sind. Es ist dabei eben unmöglich, die Kernbestandteile so genau in zwei einander qualitativ gleiche Teile zu sondern, daß jeder alles enthält, was das volle „Idioplasma" ausmacht.

Ganz wenige Protophyten verhielten sich vielleicht anders (s. oben Kap. 4b). Wir dürfen aber daraus nur schließen, daß bei diesen phylogenetisch tiefstehenden Organismen eine solche Differenzierung wie bei den höheren Pflanzen sich noch nicht eingestellt hat. Ein Schluß in dem Sinne etwa, daß auch bei den letzteren „es auf die genaue Halbierung der Karyotinsubstanzen nicht ankomme", wäre ebenso richtig, als wenn wir wegen der Existenz primitiver Sinnesorgane bei den erstgenannten Organismen auf die Unwichtigkeit des feineren Baues dieser Organe beim Menschen schließen wollten.

LUNDEGÅRDH (1910a, S. 293) zeigte sich noch gegenüber solchen Gedankengängen skeptisch, wenn er sagte: „Wie leicht könnte es nicht

[1]) ZIEGLERS (1918, S. 51) Ansicht, daß kein Unterschied bestehen solle, ob man ein Chromosom längs oder quer teile, kann höchstens für ganz besondere Fälle richtig sein.

eintreffen, daß die uns so sonderbar erscheinenden Strukturen nur ganz nebensächliche Folgeerscheinungen anderer wichtigerer, stofflicher und energetischer Prozesse wären, mit anderen Worten, daß in der Karyokinese nicht das ausgeführt wird, was ausgeführt zu werden scheint". Das ist mir viel zu weit gegangen, denn hundertfältige Erfahrung hat gezeigt, und unser ganzes Buch ist auf den Gedanken aufgebaut, daß besondere Strukturen auch besonderen „Sinn" haben.

Aber immer haben wir noch keine wirklichen Beweise dafür, daß die Chromosomen und nur die Chromosomen die Gene enthalten, und daß Reduktionsteilung und MENDEL-Spaltung zusammentreffen. Diese wurden erst durch die Erfahrungen der Erblichkeitsforscher bewiesen, welche das Schicksal der vier aus einem Reduktionsprozeß hervorgegangenen Tetradenzellen studierten[1]). An den für gewöhnlich zur Untersuchung benutzten Blütenpflanzen ließ sich zunächst der Beweis nicht genau führen. Denn die äußeren „Eigenschaften", aus denen wir auf eine genotypische qualitative Ungleichheit schließen dürfen, zeigen sich zumeist erst nach der Vereinigung der Gameten in der diploiden Phase[2]). Man mußte somit wünschen, an den Haplonten selbst die Verschiedenheit der Eigenschaften nachzuweisen. Das haben für niedere Pflanzen BURGEFF (1915) bei *Phycomyces*, PASCHER (1916) bei *Chlamydomonas*, TRANSEAU (1919) bei *Spirogyra*, für Moose F. v. WETTSTEIN (1921) bei *Funaria*, für die Gametophyten höherer Pflanzen BELLING (1914, 1915) bei *Stizolobium*, RENNER (1919a, b) bei *Oenothera*, PARNELL bei *Oryza* beobachtet.[3]).

---

[1]) Bereits SUTTON (1902b) schwebte eine Beweismöglichkeit in dieser Richtung vor, wenn er auch irrtümlich die zweite Teilung als die Reduktionsteilung bezeichnete.

[2]) Ich habe s. Zt. (s. TISCHLER 1908, S. 122) die hauptsächlichsten Argumente aus der damaligen Literatur gegen ein ausschließliches Zusammenfallen von Bastardspaltung mit Reduktionsteilung angeführt. Es handelte sich dabei erstens darum, daß auch Spaltungen, die ganz den MENDELschen gleichen, in der vegetativen Sphäre auftreten können, zweitens, daß Gameten, die in bezug auf ein Gen als „rein" anzusehen sind, doch unter Umständen dies wieder auftreten lassen, endlich drittens, daß es schwierig erschien, für bestimmte „Eigenschaften" distincte Gene anzunehmen, da sie „den ganzen Organismus beeinflußten" (G. KLEBS 1905, 1906). Der letzte Punkt ist heute ohne weiteres erledigt, da wir die Beziehungen zwischen Außeneigenschaften und Genen ganz anders auffassen als vor 14 Jahren. Bei Punkt 1 denken wir an vegetative Idiokinesen („Mutationen"), daneben vielleicht auch an die Möglichkeit somatischer Reduktionsteilung (s. Kap. 6a, S. 364ff.). Endlich ist, was Punkt 2 anlangt, ein Teil der Fälle jetzt durch gegenseitige Interaktion der Gene erklärt, ein Teil bleibt freilich noch übrig (s. a. unten). Hier können vorläufig nur Hilfshypothesen weiterführen.

In der Gegenwart ist der Hauptgegner gegen Zusammenfallen von Bastardspaltung und Reduktionsteilung der erfolgreiche englische Experimentator BATESON (1916, 1920). Wir können an dieser Stelle nicht näher auf die von ihm herangezogenen Fälle (*Adiantum capillus veneris, Filipendula ulmaria, Begonia Davisii*; [siehe weiter unten] usw.) eingehen. Karyologische Hilfshypothesen könnten wir schon aufstellen, aber sie verschleiern doch nur unsere tatsächliche Unkenntnis der Vorgänge. Entgegen BATESON zweifeln wir aber keinen Augenblick daran, daß wir mit Hilfe des Chromosomen-Verhaltens auch diese noch widerstrebenden Beispiele eines Tages verstehen werden (vgl. a. BATESON u. PELLEW 1920; s. a. Anm. 1 auf S. 653).

[3]) Von zoologischen Erfahrungen sei im Anschluß an M. HARTMANN (1918d, S. 15ff.) auf NEWELLs Erfahrungen an Honigbienen hingewiesen. Es wurden hier *Apis ligustica* ♀ mit *A. carnica* ♂ gekreuzt. In F_1 fand sich ausschließlich die erstere als Arbeiterin vor, die Merkmale waren somit dominant. Die Drohnen waren aber auch genotypisch reine *ligustica*, da sie ja parthenogenetisch entstanden. Bei der umgekehrten Kreuzung *Apis carnica* × *A. ligustica* mußten die Drohnen natürlich reine *carnica*-Individuen sein. Die heterozygoten F_1-Königinnen ergaben dagegen nach Rück-

BURGEFF wies an seinen Mixochimären von *Phycomyces* nach, daß die haploiden Einzelkerne verschieden (und zwar + resp. —) sexuell gestimmt sein können. Dieses „Merkmal" war mit dem Species-„Merkmal" verbunden. Bei Kreuzung zweier verschiedener Arten, z. B. von *Ph. nitens* und *piloboloides*, ergab sich aber das Dihybrid-Schema, d. h. es wurden die vier Kombinationen gebildet p +, p —, n +, n —. Die Eigenschaften des Mycels waren so gewissermaßen an den Gameten zu sehen, da ja jede zu einem haploiden Mycel auswuchs. Die Reduktionsteilung tritt hier sofort nach der Kerncopulation ein: aus den Zygoten gehen somit die verschiedenen Kombinationen hervor. Nicht immer ließen freilich die Zygosporen alle vier heraustreten und waren, wie BURGEFF sich ausdrückt, „tetrakrat". Doch handelte es sich dann offenbar um sekundäre Unterdrückungsprozesse.

War *Phycomyces* vielleicht darin noch etwas ungünstig, weil in einer Zygote stets viele Kernpaare miteinander konjugieren, so bildete *Chlamydomonas* ein „ideales" Untersuchungsobjekt. PASCHER (1916) kreuzte zwei verschiedene Species und erhielt hybride Zygoten, die bei ihrem Auskeimen sofort die einander ungleichen Abkömmlinge ergaben. Und zwar konnte PASCHER bisher i. g. aus acht Heterozygoten Nachkommen aufziehen. Fünf davon zeigten nur die beiden Stammarten[1], drei jedoch ergaben die gewünschten Mischformen. Nur ist hier noch eine andere Schwierigkeit zwischen Theorie und Beobachtung zu überwinden, auf die M. HARTMANN (1918d, S. 9) hingewiesen hat. Denn wenn nur eine (und zwar die erste) der beiden Teilungen eine Reduktionsteilung ist, so dürfen ja nur zwei verschiedene Kombinationen auftreten. Denn die zweite würde als Äquationsteilung die „Anlagen" nicht nochmals ungleich verteilen können. PASCHER jedoch beobachtete vier differente Kombinationen. Entweder sind die Beschreibungen des Prager Autors nicht ganz korrekt, und man müßte eine „Umdeutung" vornehmen, was HARTMANN versucht. Dann hätten wir es mit zwei genotypisch differenten Formen in je zwei Modifikationen zu tun. Oder aber es muß eine Komplizierung derart eintreten, daß von den beiden einander sonst gleichen Chromosomenlängsspalthälften die eine durch „crossing over" (s. oben S. 396 die Erwägungen über Chiasmatypie und weiter unten) verändert ist, die andere nicht[2]). Ganz geklärt ist also die Sachlage hier noch nicht. Aber ähnliche Algen-Kreuzungen müssen zum gewünschten Ziel führen. PASCHER selbst (1918b) empfiehlt, als vielleicht noch günstiger, Versuche mit *Oedogonium* vorzunehmen.

Dagegen ist *Spirogyra*, mit der gleichfalls Kreuzungen gelingen (TRANSEAU 1919), deshalb ungeeigneter, weil ja von den vier Tetraden-

kreuzung mit *ligustica* wie *carnica* in gleicher Zahl Drohnen von *ligustica* und *carnica*. Denn diese waren ja gar nicht vom Vater beeinflußt, sondern parthenogenetisch von der hybriden Mutter entstanden. Die ♀ Gameten hatten somit, genau wie es das Schema der Reduktionsteilung erforderte, zu 50% die *ligustica*-, zu 50% die *carnica*-Charaktere geführt.

[1]) PASCHER (1916) meinte anfangs, eine Kerncopulation wäre hier vielleicht nicht aufgetreten. Später (1918a) schien ihm diese Vorstellung unwahrscheinlich zu sein.

[2]) Dieser Schluß wird von M. HARTMANN noch nicht gezogen. Er macht indes auf die Möglichkeit aufmerksam (S. 9), daß die zweite Teilung eine Reduktionsteilung sein könne und dann in den Schwesterkernen „verschiedene homologe Chromosomen vertauscht werden könnten". Wir glauben nicht an eine derartige Möglichkeit.

kernen immer drei degenerieren (s. oben S. 370). Freilich ist die Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß dieses Schicksal alle vier Nuclei in gleicher Weise treffen kann. Durch Häufung der Beobachtungen würde also der Übelstand ausgeglichen. Und TRANSEAU erhielt denn auch, als er zwei Spirogyren kreuzte, die sich in drei Genen voneinander unterschieden, bei dem Aufspalten der Hybriden Aa Bb Cc sämtliche acht Kombinationen: ABC, AbC, Abc, ABc, aBC, abC, aBc und abc. Auch hier liegt der Zusammenhang zwischen Reduktionsteilung und Mendelspaltung auf der Hand.

Für Moose haben wir außer den gleich unten zu besprechenden Beispielen geschlechtlicher Sonderung die neueren Studien von F. v. WETTSTEIN (1921) zu nennen, über die wir freilich erst von einer Demonstration her etwas wissen. Es wurden zwei Rassen von *Funaria hygrometrica* mit einander gekreuzt, und die aus den Sporen einer Tetrade gezogenen Pflänzchen „zeigten deutlich die haploide Aufspaltung, indem zwei dem einen, zwei dem andern Elterntypus gleichen".

Gehen wir schließlich zu den Haplonten bei höheren Pflanzen über. CORRENS (1902, Sp. 65) hatte hier schon ein Mittel angegeben, die Frage exakt zu lösen, ob die Mendelspaltung mit der Reduktionsteilung zusammenträfe oder nicht. Von einer Pollentetrade dürfen ja immer nur wieder zwei Zellen die eine, zwei die andere „korrespondierende Eigenschaft" besitzen (Sp. 82). „Findet man aber, daß auch drei Körner oder gelegentlich einmal alle vier dieselbe Anlage besitzen können, so kann die „Spaltung" entweder durch eine Unterdrückung, wie sie STRASBURGER annimmt, geschehen sein, aber auf einem späteren Stadium, oder durch eine Zellteilung auf einem späteren Stadium bei der Teilung der Pollenzelle in die vegetative und die generative." Die Frage war so zugespitzt worden, weil CORRENS (1900, S. 231) einmal gefunden hatte, daß bei Kreuzung zwischen rotblühendem *Epilobium angustifolium* mit graugrünem Pollen und weißblühendem mit weißem Pollen der Bastard nicht 50% graugrünen und 50% weißen, sondern lauter graugrünen Pollen gab. Ähnlich verhalten sich nach CORRENS *Papaver Rhoeas* (1902) und *Geranium pratense* (mitgeteilt von RENNER 1919a, S. 129). Auch haben BATESON, SAUNDERS und PUNNETT (1905, S. 80ff.) bewiesen, daß bei Kreuzungen einer *Lathyrus*-Rasse mit kugeligem und einer mit länglichem Pollen nicht etwa in F_1 sich die beiden Typen sondern, sondern der eine über den anderen dominiert. Das gleiche stellte R. H. THOMAS (1913) für die Kreuzung *Nicotiana silvestris* × *affinis* fest. Der ovale Pollen der letzteren dominierte in F_1 völlig über den runden der ersteren[1]).

Doch sind diese Beispiele nicht eindeutig. Denn es war, worauf schon STRASBURGER (1901c) hinwies, in den ersteren Fällen der Einfluß der Tapetenzellen auf die Zellwandbildung außer acht gelassen worden (vgl. auch oben S. 166), und es liegt hier also vielleicht nur eine „Übertragung fertig gebildeter Farbstoffe" vor (RENNER 1919a, S. 130). In den letzteren Beispielen, wo es sich um die Formbildung der ganzen Zelle handelt, könnte vielleicht nur bei ganz reinlicher Trennung der [illegible] und der

[1]) Gerade die *Nicotiana*-Hybriden zeigten aber manche Überraschung in dieser Hinsicht. z. B. fanden sich nach der Kreuzung von *Nicotiana Sanderae* × *N. silvestris*, von denen erstere ovalen, letztere runden Pollen besitzt, in F_1 gegen 5% runde Körner ein, aber aller Pollen war „very unequal, irregular in size, irregular in form"

Chromosomen, wie sie normal praktisch nicht vorkommt, der Dominanzeinfluß der einen Gruppe ausgeschaltet werden. Rosenberg (1906a) hatte das in der Tat bei seinen *Drosera rotundifolia* × *longifolia*-Hybriden für möglich gehalten, seinen Beweis aber später (1909d, S. 40) auf Kritik von unserer Seite hin (Tischler 1908, S. 123) wieder zurückgenommen. Denn selbst bei einigermaßen reinlicher Trennung der *longifolia*- und *rotundifolia*-Chromosomen wäre die Zellform keine „Eigenschaft" der jungen Haplonten in dem Sinne, wie es die „Eigenschaften" der oben aufgeführten haploiden Protisten waren, sondern möglicherweise eine rein mechanisch durch die Chromosomenzahl bedingte Notwendigkeit, gleichgültig davon, was die Chromosomen für Gene enthielten.

Besser verwertbar für den Zusammenhang zwischen Reduktionsteilung und Beschaffenheit der Tetraden-Abkömmlinge waren schon die Versuche, die Belling (1914, 1915) mit *Stizolobium*-Hybriden ausführte. Hier abortierten nämlich in gewissen Fällen genau 50 % der Pollenkörner, offenbar weil in ihnen eine bestimmte unharmonische Chromosomen-Kombination vorhanden war (vgl. auch weiter unten). Wäre nicht die heterotype Teilung die Veranlassung hierzu, so hätte der Prozentsatz der Körner jedenfalls ein anderer sein müssen.

Einen augenfälligeren Beweis, und zwar bei dem Pollen von *Oenothera*, erhielt jedoch Renner (1919a, b). Der Bastard von *O. (Lamarckiana* × *muricata) gracilis* hat nämlich zwei deutlich unterscheidbare Größenklassen von gesunden Pollenkörnern, die typisch in ihrer Stärkeform differieren. Fassen wir den genannten Bastard nach Renner als eine Kombination eines „*velans*"- und „*curvans*-Komplexes" (s. unten) auf, so entspricht der größere Pollen mit „spindeliger" Stärke dem *velans*-Typus, der kleinere Pollen mit „kurz walzenförmiger bis fast kugeliger Stärke" dem *curvans*-Typus. Auch wächst der *velans*-Pollen schneller als der von *curvans*. Genau wie es nach der Hypothese zu erwarten war, ist also mit der Reduktionsteilung eine Scheidung in zwei Größenklassen Hand in Hand gegangen. Ebenso vermochte Renner für die anderen Oenotheren von „komplex-heterozygotem" Typus die zweierlei Sorten von Pollen nachzuweisen. Interessant ist da z. B., daß bei *Oenothera muricata* (= *rigens* ♀ × *curvans* ♂) nur die *curvans*-Komplexe keimfähig sind, die ersteren dagegen nicht. Ähnliches findet sich bei *O. biennis* und *O. suaveolens*. D. h. aber, wir haben ähnliches wie vorher Belling bei seinem *Stizolobium*-Bastard. Das Einzelne brauchen wir an dieser Stelle nicht näher zu erörtern.

Parnell (1921) endlich kreuzte normalen Reis und Klebreis und erhielt in der F_1-Generation des Bastards eine sonderbare Entmischung innerhalb des Pollens. In ca. 50 % (genauer 48,1 %) der Körner befand sich Stärke, in ca. 50 % (resp. 51,9 %) Amyloerythrin („Dextrin") als Reservestoff. Das ließ sich durch die charakteristische Jodfärbung (blau resp. rot) deutlich demonstrieren.

Bisher konnte freilich weder von Belling, noch von Renner oder Parnell exakt bewiesen werden, daß von den 4 Körnern, die aus einer Pollen-Tetrade stammen, genau 2 dem einen, 2 dem anderen Typ folgen. Doch können wir auch diesen strengsten Beweis für bestimmte Mendel-Faktoren bereits erbringen.

Denn für ein „Merkmalspaar“ liegen schon viel weiter zurückgehende Forschungen vor, die wir erst jetzt im Zusammenhange anführen wollen, weil die ersten Untersucher sich noch nicht davon überzeugt hatten, daß man dabei einen Beweis für einen Zusammenhang zwischen Reduktionsteilung und „Mendelspaltung“ hatte. Es handelt sich um die Frage der geschlechtlichen Sonderung. Schon vor Jahren hatte nämlich STRASBURGER (1909a) für das Lebermoos *Sphaerocarpus* gezeigt (und diese Forschungen wurden für die gleiche Gattung von DOUIN 1909 bestätigt und von CH. E. ALLEN 1917b, 1919 erweitert, für die verwandte Gattung *Thallocarpus* durch MACALLISTER 1916 ergänzt), daß hier die sexuelle Differenzierung während der Tetradenteilung vorgenommen wird. Der Sporophyt ist nämlich noch doppelgeschlechtig; aus den vier Abkömmlingen je einer Sporen-Tetrade entwickeln sich aber ungleich dem, was wir eben für den Pollen diöcischer Pflanzen hörten, genau zwei ♂ und zwei ♀ Gametophyten. *Sphaerocarpus* liefert uns deshalb ein so besonders schönes Beispiel, weil hier die ♂ und die ♀ Haplonten sich auch in ihrer Gesamtform sehr unterscheiden und wir die verschiedenen „sekundären Geschlechtscharaktere“ im Zusammenhange mit den das Geschlecht determinierenden x- resp. y-Chromosomen (s. oben S. 627) erklären konnten.

Zu erinnern wäre auch an die Verhältnisse gewisser Laubmoose, wie von *Trismegistia Brauniana* (FLEISCHER 1920), bei der die Sporogone jedenfalls beiderlei Sporen besitzen, jede Spore aber bereits sexuell festgelegt sein muß. Der Schluß, daß auch hier durch die Tetradenteilung erst die Sonderung der Geschlechter vorgenommen wird, ist ad analogiam sehr wahrscheinlich.

Als Gegenstück dazu lehren uns die Experimente EL. und EM. MARCHALS (1907, 1909), daß bei künstlich unterdrückter Reduktionsteilung an diöcischen Laubmoosen die Sonderung in geschlechtlich differenzierte Gametophyten ausbleibt und zwitterige resultieren, die sich in der freien Natur nicht vorfinden[1]).

[1]) Demgegenüber hat CORRENS (1920) klar bewiesen, daß bei monöcischen Moosen, und F. v. WETTSTEIN (1920), daß bei monöcischen Algen den ♂ und ♀ Geschlechtsorganen selbst noch beiderlei Sexualtendenzen inne wohnen (für homospore Farne vgl. a. CZAJA 1921). Wo also keine Reduktionsteilung dazwischen liegt, ist auch die Möglichkeit zu einer geschlechtlichen Spaltung weggefallen. Die gegenteilige Ansicht von E. J. COLLINS (1919) ist damit erledigt, umsomehr als dieser Autor neuerdings (1920) zugeben muß, daß sein Dictum der Geschlechtstrennung kurz vor Bildung der Geschlechtsorgane für die Archegonien nicht zutrifft. Ferner ist auch durch SCHIEMANN (1920) die Vorstellung von BATESON und SUTTON (1919), sowie von BATESON (1920) zurückgewiesen, wonach bei gewissen Blütenpflanzen (*Begonia Davisii*) eine Geschlechtstrennung unabhängig von der Reduktionsteilung stattfinden kann. Die beiden englischen Autoren glaubten sich zu diesem Schluß berechtigt, weil sie sahen, daß das „Pollenbild“ ein anderes zu sein schien und „Füllung“ vererbte, als das „Eizellbild“, das „einfache Blüte“ übertrug. Für eine Erklärung im Sinne der unten zu besprechenden „Komplexheterozygoten“ scheint aber hier nichts zu sprechen, da der Pollen in seiner Gesamtheit gesund aussieht und da morphologisch betrachtet nicht einzusehen ist, warum nicht alle Körner die gleiche Zusammensetzung haben könnten. Als skeptischerer Cytologe wird man freilich noch fordern müssen, daß BATESON auch die Befruchtungstüchtigkeit aller Körner erweist. Denn es könnten „Lethalfaktoren“ vorhanden sein, die sich erst bei dem Auskeimen bemerkbar machen. Für die sonst noch angeführten Beispiele für „somatische Spaltung“ vgl. oben S. 655, Anm. 2. Endlich sei darauf verwiesen, daß CORRENS (1916) auch für die Reduktionsteilungen zwittriger Pflanzen (*Salpiglossis*) den Beweis erbrachte, daß hier keine Sonderung der sexuellen Anlagen stattfindet. Die Ansicht

Bei den Blütenpflanzen müssen wir in dem heterozygoten Geschlecht gleichfalls mit einer Geschlechtsanlagen-Trennung während der Reduktionsteilung rechnen (s. ausdrücklich CORRENS 1921). Wo ein anderes Verhältnis der beiderlei Keimzellsorten als 1 : 1 gefunden wird, können sekundäre Ursachen dafür verantwortlich sein, so ein Schnellerwachsen der einen Sorte Pollenschläuche zugunsten des weiblichen oder eine Verschiebung der anderen Sorte Pollenkörner durch das Alter zugunsten des männlichen Geschlechts (*Melandryum*). Auf die Frage, wie die Trennung innerhalb des Pollens zu verstehen ist, gehen wir gleich weiter unten ein.

Trotzdem finden sich ab und zu Stimmen, die an eine „Aufspaltung" der Geschlechtsfaktoren nicht glauben. So sagt M. WILSON (1915), daß auch im Gametophyten diöcischer Moose noch beiderlei Geschlechtsgene vorhanden seien. Hier wird aber sicherlich, um in CORRENS' (1920) Terminologie zu reden, „Potenz" der Zellen mit „Tendenz" verwechselt. Nur um eine Trennung der „Tendenzen" handelt es sich, nicht aber bei der Mendelspaltung um eine solche der „Potenzen" [1]).

Wenden wir uns zu den Thallophyten, so wären da in erster Linie die Studien von KNIEP (1919a, 1921) zu nennen. Dieser Autor folgerte aus seinen Versuchen mit verschiedenen Rassen des Brandpilzes *Ustilago violacea* und *U. scabiosae*, — und wahrscheinlich gilt gleiches auch für *Urocystis Anemones* —, daß hier höchstwahrscheinlich bei der Reduktionsteilung, die der Bildung der Sporidien voraufgeht, eine Geschlechtertrennung stattfindet. Bei den zweierlei „Gameten", die dabei entstehen, handelt es sich freilich um Zellen, die nur physiologische Unterschiede aufzuweisen haben, deshalb ist das Beispiel auf den ersten Augenblick nicht so sinnfällig. Aber im Prinzip wäre der Beweis natürlich derselbe wie bei *Sphaerocarpus*. Indirekt ließ sich das gleiche auch für den zu den Hymenomyceten gehörigen Pilz *Schizophyllum commune* zeigen (KNIEP 1919b). Denn aus diploiden Basidientragenden Mycelien gingen hier Individuen verschiedener geschlechtlicher Stimmung hervor, während aus haploiden ausgewachsene alle das gleiche Geschlecht besaßen und miteinander nicht durch „Schnallenbildung" (s. oben S. 501) copulieren konnten. KNIEP weist aber darauf hin, daß man z. B. bei *Ustilago* mit einem mendelnden Paar auskommen könne, während bei *Schizophyllum* sicher deren mehrere anzunehmen seien [2]). Ganz analog zeigte Mlle. BENSAUDE (1917, 1918), daß bei *Coprinus fimentarius*-Kulturen, die aus einer Basidiospore hervorgingen, keine

von W. N. JONES (1918), daß der Zustand des Cytoplasmas entscheidet, ob eine gegebene Zelle zu einer ♂ oder zu einer ♀ wird und durch Ernährung verändert werden kann, ist durch nichts erwiesen (s. a. oben S. 491 ff.).

[1]) „Um keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, sei hinsichtlich der Terminologie bemerkt, daß im folgenden unter „Potenzen" mit DRIESCH und KLEBS alle Fähigkeiten zusammengefaßt werden, die der Organismus unter den verschiedenen möglichen äußeren Bedingungen überhaupt zeigen kann. Unter „Tendenz" verstehe ich dann den Teil der Potenzen, der unter den gegebenen Bedingungen wirklich entfaltet wird."

[2]) PRELL (1921 a) möchte neben den eigentlichen Geschlechtsfaktoren noch gewisse „Oppositionsfaktoren" annehmen, die bedingen würden, daß Individuen mit den gleichen Faktoren sich abstoßen. Für *Schizophyllum* würden dann mehrere solcher Gene in Betracht kommen.

Schnallenbildung auftrat, die sich in Mischkulturen dagegen leicht einfand. Im Prinzip ähnlich diesen höheren Pilzen verhalten sich jedenfalls auch andere Fälle. SKUPIEŃSKY (1917, 1918a) beschrieb das für die Myxomyceten-Gattung *Didymium*, WOLFE (1918) für die Phaeophycee *Padina*, DODGE (1920) für den Ascomyceten *Ascobolus*[1]).

Aber wir dürfen doch darum nicht annehmen, daß eine „Geschlechtstrennung" immer nur bei der Reduktionsteilung statthat. Den Fall von *Begonia* (s. oben S. 659) lassen wir dabei noch ganz zur Seite. KNIEP (1919a) findet es jedoch auch bei Pilzen, und jeder isolierte haploide Algenfaden, der Zygoten bildet, beweist uns das (s. oben S. 492 und MORGAN 1919, S. 194).

Eine Lösung dieses scheinbaren Widerspruchs darf man vielleicht am besten in der Richtung der von GOLDSCHMIDT (1913b, 1920a, b, d, 1921) gewiesenen Gedankengänge suchen (vgl. auch oben S. 653).

Es könnte sich darnach bei dem Hervortreten eines Geschlechts nicht um eine radikale Ausmerzung bestimmter Gene, sondern nur um ein „Schwächer"werden handeln, so daß andere starke Epistasie zeigen. Mit CORRENS' (1920) Ausdruck können wir auch sagen, daß es sich nur um eine „Valenzverschiebung", nicht um eine Determinierung einer bestimmten „Tendenz" handelt. Zuerst hat übrigens eine derartige physiologische Differenzierung der Pollenkörner in zweierlei ungleiche Gruppen, die dann nach der Vereinigung mit den untereinander gleichen Eizellen das Geschlecht bei den Blütenpflanzen bestimmen, NOLL (1907) ausgesprochen, während CORRENS (1907) an eine reinliche „Spaltung im Sinne von *Sphaerocarpus* (s. oben S. 659) dachte[2]). Eine Entscheidung darüber bei Diöcisten besteht noch nicht. Hier wird sie, wie mich dünkt, im Sinne von CH. E. ALLEN (1917b, 1919) fallen. Aber daneben werden für das Vorkommen der zweiten Form von Geschlechtsbestimmung die nicht eben allzu seltenen Fälle von „Intersexualität" bei Blütenpflanzen sprechen (s. vor allem die älteren Arbeiten von CORRENS 1907b, 1908a, b, die neueren von STOUT 1919 für *Plantago*, YAMPOLSKI 1919, 1920a, b für *Mercurialis*, J. H. SCHAFFNER 1921 für *Cannabis*). Aus eigener Erfahrung erinnere ich an gewisse *Musa*-Rassen (TISCHLER 1912, S. 53), wie an die ceylonische „*Puwalu*" oder die ostafrikanische „*Kipanji*", bei denen eigentümliche Intersexualitätsäußerungen sich zeigten. Die Vorstellung einer „quantitativen" Veränderung gewisser Gene im Sinne von GOLDSCHMIDT (der Quantität eines Gens würde die Geschwindigkeit der „betreffenden" Reaktion entsprechen) beginnt auch bei anderen

[1]) Siehe auch die Zusammenfassung bei G. HERTWIG (1921).

[2]) Es ist übrigens noch nicht absolut ausgemacht, ob durchweg bei den höheren Pflanzen die Pollenkörner heterogametisch sind. Wenigstens machen MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES (1915, S. 79) darauf aufmerksam, daß RICHARDSONS (1914) Versuche bei *Fragaria* vielleicht das ♀ Geschlecht als das heterogametische erscheinen lassen könnten. Offenbar gründet sich diese Subsumption auf folgende Versuchsergebnisse: I. *Fragaria virginiana* ♀ (diöcisch) × *grandiflora* ♂ (zwittrig) gab ungefähr zur Hälfte Weibchen und Zwitter. II. *Fragaria chiloensis* ♀ (diöcisch, aber von einer fast rein ♂ Rasse) × *grandiflora* ♂ (zwittrig) gab ungefähr zur Hälfte Männchen und Zwitter. — Wir haben also bei dem gleichen (zwittrigen) Vater zweierlei Geschlechtsformen, und diese könnten durch zweierlei verschiedene Gameten der diöcischen Mutter bestimmt sein. Immerhin verdient die Frage wegen ihrer prinzipiellen Wichtigkeit noch eine genauere Untersuchung. Auch könnten gerade bei Erdbeeren „faux hybrides" auftreten, die man cytologisch trotz STRASBURGERs (1909a) Versuchen noch nicht „versteht".

Autoren auf Sympathie zu stoßen (so HAECKER 1921, S. 387, M. HARTMANN 1921, S. 271 und WITSCHI 1921). Und auch J. H. SCHAFFNER 1921 würde wohl richtiger seine Funde bei *Cannabis sativa* im Sinne von GOLDSCHMIDT deuten, als, wie er es tut, die These verteidigen (S. 217): „Sexuality is a state or condition not Mendelian in nature, but related to the functional activity of the plant and profoundly influenced by environment". (Weitere Literatur bei M. HARTMANN und J. H. SCHAFFNER; vgl. auch oben S. 653, Anm. 1.) Jedenfalls sehen wir, wie die Verknüpfung von Erfahrungen der Erblichkeitsforscher mit der Karyologie auch wieder für die schärfere Präzisierung der Probleme von ersteren rückwirken kann.

Über die Möglichkeit von direkten Beweisen für einen Zusammenhang von Mendelspaltungen und Reduktionsteilung sind wir uns jetzt wohl klar. Erinnert sei aber auch daran, daß noch andere Argumente für die Bedeutung des Kerns bei der Vererbung genannt werden können, die man unserer bisherigen Beweisführung an die Seite stellen kann. Es handelt sich da um die allgemein bekannten zoologischen Experimente von TH. BOVERI (Zusammenfassung 1914a), HERBST[1] (1909, 1914 usw.) und BALTZER (1910), s. a. die Résumés bei DRIESCH 1909b, DONCASTER 1914, GODLEWSKI 1914, S. 873ff., 994ff., MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES 1915, S. 109—118 usw. Sie haben das Gemeinsame, daß bei einer Bastardbefruchtung entweder der Kern des einen Elters dem des anderen gegenüber an Größe, resp. Chromatinmenge sehr unterlegen oder auch von vornherein ganz aus dem eigentlichen Copulationsakt ausgeschaltet ist, oder endlich während der Entwicklung durch die in dem jungen Embryo sich kundtuenden zellmechanischen Gesetzmäßigkeiten des einen Elters allmählich ganz oder zum größten Teil aus den „Furchungsspindeln" herausgestoßen wird. So bleiben die Chromosomen des einen Elters allein oder in Überzahl gegenüber denen des anderen zurück und die Vererbungsrichtung ist entweder rein einelterlich geworden oder nach einem Elter hin verschoben.

Eine ähnliche Ausstoßung des ♀ Kerns aus der Ontogenese hatte GOLDSCHMIDT (1913c) ursprünglich auch für *Oenothera*-Kreuzungen angenommen. Nachdem RENNER (1914) GOLDSCHMIDTS Irrtum berichtigt hatte, nahm dieser Forscher zwar seine alten Angaben zurück (GOLDSCHMIDT 1916), meinte jedoch, daß vielleicht bei Kreuzungen, welche SHULL zwischen *Oenothera atrovirens* und *venosa* hergestellt hatte, im Embryo doch eine derartige Elimination der ♀ Chromosomen vorgenommen würde. Diese soll während der Telophasen der ersten Furchungsteilung erfolgen. Mir ist diese Deutung seiner Bilder indes recht unwahrscheinlich. —

Hieran können wir nun die weiteren Erfahrungen der Erblichkeitsforscher schließen, wonach die einzigen bekannten „Merkmale", welche nicht mendeln[2], auch nicht durch den Kern, resp. die Chromosomen

[1]) DRIESCH (1909a 1, S. 240) konnte sagen, was uns mit Rücksicht auf die morphologischen Bilder scheinbar paradox klingt: „Erst durch HERBST ist die Hypothese, daß jedenfalls auch der Kern eine Rolle beim Vererben spielt, wirklich bewiesen." Alles, was vorher publiciert war, waren eben nur Indicienbeweise, wenn auch recht überzeugende.

[2]) Die erweiterte Fassung dieses Begriffs hat sich so eingebürgert, daß es mir fraglich erscheint, ob LEHMANNS (1920c, 1922) Vorschlag durchdringen wird, unter dem

übertragen werden können. Zunächst kennen wir einige Beispiele, in denen der Vater für die Vererbung ganz ausgeschaltet ist.

CORRENS (1909) zeigte als erster, daß die „*albomaculata*"-Sippen von *Mirabilis* ihre „Weißbuntkrankheit" nur durch die Mutterpflanze vererben. Auch spaltet dies „Merkmal" bei der Keimzellenbildung des Kindes niemals auf. Die beste Hypothese, die das abweichende Verhalten zu erklären vermag, darf mit CORRENS darin gesehen werden, daß die „Krankheit" ihren Sitz im Plasma hat. BAUR (1910, 1919, S. 215) machte weiter darauf aufmerksam, daß bei *Antirrhinum* und manchen anderen Pflanzen ganz analoges bekannt geworden ist.

Anzuschließen wäre weiterhin der von SHULL (1913) für *Melandryum* und von CORRENS (1919b) für *Arabis* und *Aubrietia* beschriebene Typus des „*Status leucodermis*" sowie der „*albopelliculatus*"-Typ für *Mesembryanthemum*, bei dem die „Weißkrankheit" der Epidermis nur durch die Eizelle übertragen wird. Mit den Vorstellungen, die wir oben näher ausführten (s. S. 485 ff.), wonach beim Sexualakt der Blütenpflanzen unter Umständen kein ♂ Cytoplasma in die Eizelle übertragen wird, würden diese Formen der Vererbung gut zusammenpassen. Auch gehören aller Wahrscheinlichkeit nach hierher SHULLS (1913) „*chlorinomaculata*"-Sippe von *Melandryum* und sicherlich die von GREGORY (1915) beschriebenen „variegaten" Rassen von *Primula sinensis*, sowie die gleichen Rassen, die BAUR (mitgeteilt von DAHLGREN 1921) bei *Barbaraea vulgaris* auftreten sah[1]). Etwas abweichend dagegen, weil hier ein Aufspalten des „Merkmals" in F_1 nicht stattfindet[1]), verhält sich der von WINGE (1917, 1919a) für *Humulus japonicus* beschriebene Fall.

Aber wir haben nun auch einige Beispiele, wo eine Plasma- resp. Plastiden-Vererbung sicher durch den Vater erfolgen kann. BAUR (1909) beschrieb einen derartigen Fall als erster für gewisse *Pelargonium*-Sippen („*albo-marginata*", nach CORRENS 1919a besser „*albo-tunicata*" genannt).

Worte „Mendeln" nur ein Spalten zu verstehen, das den ursprünglich von MENDEL gefundenen Gesetzmäßigkeiten völlig entspricht. Immerhin kann LEHMANN doch in seiner neuesten Zusammenfassung mit Genugtuung feststellen, daß manche Autoren ihm bei seiner Begrenzung des Wortes „Mendeln" folgen (z. B. PRELL 1921c). Ein besonderer Gegner der LEHMANNschen Ausdrucksweise ist RENNER (1921b).

[1]) Ob tatsächlich das Cytoplasma oder die Plastiden erkrankt sind, ist für uns in diesem Zusammenhange gleichgültig. WINGE (1919a) sucht zwei derartige Gruppen aufzustellen, weil bei den einen weißbuntkranken Species das Merkmal vegetativ aufspaltet, bei den anderen dagegen nicht. Im ersteren Fall würde das Cytoplasma gesund und nur einzelne Plastiden krank sein, im zweiten dagegen das gesamte Plasma sich als krank erweisen (s. a. BAUR 1919, S. 220). Den Versuch von STOMPS (1920), besser mit „labilen" Genen auszukommen, die bei „Aktivwerden" grün in weiß überzuführen vermögen, lehnen wir demgegenüber ab. — Der Fall, den BLAKESLEE (1921b, c) für *Datura* beschreibt, wonach durch die ♂ Geschlechtszellen auch ein infektiöses Virus übertragen werden kann, das die „forma quercina" bedingt, liegt ebensowenig wie der ältere für *Melandryum* („*aurea*"-Sippe SHULL 1913) noch nicht klar. Es kann sich vorläufig noch um Stoffe sowohl des Cytoplasmas wie des Kerns handeln. Ebensowenig aufgeklärt ist endlich der von CORRENS (1920) beschriebene „*Status albocinctus*" bei *Veronica gentianoides*, der als „Extrem" des *albo-tunicatus*-Zustandes aufgefaßt werden kann. Von den durch CORRENS angegebenen Erklärungsmöglichkeiten leuchtet mir bis auf weiteres die als die wahrscheinlichste ein, daß die „Krankheit" hier nur in der Epidermis lokalisiert ist und die Eizellen dauernd gesund bleiben. Somit könnte, wie das tatsächlich geschieht, die Krankheit direkt nicht durch die Gameten weitergegeben werden.

Stomps (1917, 1920) sah ganz ähnliches für eine Mutation von *Oenothera biennis*, will hier nur wieder eine „Eigenschaft" der grünen Chloroplasten annehmen, „labil" zu sein und immer wieder in weiß zurückzuschlagen. In beiden Fällen könnte man glauben, daß im Sexualakt auch ♂ Cytoplasma resp. ♂ Plastiden mit übertragen werden. Das braucht nicht ausgeschlossen zu sein, nach dem was wir über die verschiedene Abgrenzung der ♂ Sexualzellen im Pollenschlauch hörten (s. oben S. 485 ff)[1]. Aber wir müssen dann erwarten, daß ein und dieselbe Species entweder nur nach Typ 1 oder nach Typ 2 sich verhält (s. a. Baur 1919, S. 222). Ein allmähliches vegetatives Aufspalten ist dabei wahrzunehmen.

Anders verhält sich hierin die von Ikeno (1917) beschriebene *albomaculata*-Rasse von *Capsicum annuum*. Ein vegetatives Aufspalten fällt hier weg, aber trotzdem gehört der Fall mit den andern zusammen, da die Krankheit auch durch den Vater übertragen wird. Spuren von Cytoplasma, in die Eizelle gebracht, würden wohl ja schon genügen, dies Resultat herbeizuführen.

Alle diese Beispiele zeigen uns jedenfalls ganz klar, daß da, wo eine Mendelspaltung nicht auftritt, auch ein Zusammenhang der anzunehmenden, das Außenmerkmal bedingenden Stoffe mit der Reduktionsteilung ausgeschlossen ist. So ergänzt diese Beweisführung unsere obige nach der negativen Seite. Gleichzeitig warnt sie uns davor, behaupten zu wollen, daß das Cytoplasma für die Vererbung nichts bedeute. Freilich finden wir bei manchen Autoren die Problemstellung so zugespitzt, daß eine direkte Übertragung nur des ♀ Cytoplasmas auf das Kind schon nicht mehr als Vererbung aufgefaßt wird (z. B. Johannsen 1913, S. 664, Nachtsheim 1921 usw.).

Ich möchte die Grenze da ziehen, wo es sich um die Interaktion zweier Sexualzellen handelt. Darnach wären also die „Dauermodifikationen", wie sie Jollos (1920, 1921) für *Paramaecium* beschreibt, keine Beispiele echter Vererbung. Und das (s. a. bereits M. Hartmann 1915, S. 295), obgleich wir sehen, daß sie zuweilen sogar eine einmalige Copulation überdauern können. Immer aber ist diese in der Regel das Mittel, mit dem Erhaltenbleiben der Dauermodifikationen sofort aufzuräumen. Eine Konsequenz unseres Standpunktes, die dem Sprachgebrauch des gewöhnlichen Lebens zu widersprechen scheint, wäre dann die, daß manche Organismen überhaupt keine Vererbungserscheinungen zeigen können, nämlich alle die, welche sich wie die Bakterien dauernd asexuell vermehren.

Es läßt sich, wie gesagt, auch darüber streiten, ob da, wo das Cytoplasma und die Plastiden nur von einem Elter geliefert werden, das Wort „Vererbung" am Platze ist. Wenn wir es ebenso wie Morgan (1919, S. 219 ff.) anwenden, so geschieht es aus der Erwägung heraus, daß es uns dogmatisch erscheint, die Fälle von der Vererbung auszunehmen, bei denen der Zustand der Zelle durch ♂ Cytoplasma und ♂ Plastiden vielleicht mitbeeinflußt wird, wie bei Baurs „albotunicaten" Formen. So kämen wir ja zu einer sehr künstlich scheinenden Trennungswand: die Fälle des einen Typus wären nicht als Vererbungserscheinungen aufzufassen, die des anderen dagegen doch — sofern sich Baurs Hypothese bestätigt.

[1]) Vgl. a. den „nachträgl. Zusatz" zu S. 485/486.

Und wenn wir, um aus diesem Dilemma herauszukommen, uns für die erweiterte Fassung des Begriffs „Vererbung" entscheiden, so müssen wir darunter auch die Fälle subsumieren, in welchen die Außenmerkmale von dem „Milieu" des Eizellplasmas beeinflußt werden, in dem sich der Zygotenkern entwickelt.

Bei reciproken Bastarden ist öfters eine Verschiedenheit der F_1-Individuen beobachtet worden, die z. Tl. auf diese Weise „verstanden" werden kann[1]). So wies RENNER (1919b) nach, daß die nämlichen *Oenothera*-„Komplexe" (s. weiter unten) sich in verschiedenem Eizellplasma different verhalten. Die Verbindungen von „*curvans*" mit „*gaudens*", „*rubens*", „*flavens*" und „*subvelans*" sind im *Oenothera muricata*-Plasma, und zwar dem des Embryosacks, sehr wohl lebensfähig, aber nicht in dem von *O. Lamarckiana*, *biennis*, *suaveolens* oder *rubrinervis*[2]). Noch sonderbarer aber ist die Tatsache, daß (RENNER 1921a, S. 619) dasselbe Cytoplasma, von *Oenoth. muricata* im Pollen zusammen mit den Complexen „*gaudens*" und „*rubens*" „leicht gehemmte Mikrosporen" gibt. Die hypothetischen Erklärungsversuche wolle man im Original nachsehen. LOTSY (1918, S. 1403) erwähnt weiterhin, daß es ihm geglückt sei, eine *O. Lamarckiana* mit „*rigens*"- und eine mit „*albicans*"-Plasma zu bekommen[3]). Er hofft, in einigen Jahren über eventuelle Differenzen zwischen diesen beiden genotypisch gleichen Ausprägungen der *Oenothera Lamarckiana* berichten zu können. Von besonderem Interesse sind aber RENNERS (1921c) Kreuzungen zwischen der homozygotischen *Oenothera Hookeri* und der heterozygoten *Oenothera Lamarckiana* geworden. In F_1 ist die „*velutina*"-Form (d. h. die mit dem „*velans*"-Complex) nur gesund, wenn *Hookeri* die Mutter war und das Eiplasma lieferte; „schwach ist der Mischling mit *Lamarckiana*-Plasma". In F_2 spaltet der Bastard *Oenothera (Lam.* × *Hook.)* „*laeta*" in gesunde „*laeta*" (d. h. den „*gaudens*"-Complex enthaltend) „und sehr blasse schwache *Hookeri*, von der ganz wenige Individuen sich bis zur Blühreife entwickeln". Auch homozygotische *Hookeri* in *Lamarckiana*-Plasma ist also kaum lebensfähig. Es werden eben die Chloroplasten des *Lamarckiana*-Plasma bei dem „unharmonischen" Kern nicht mehr ergrünen[4]).

Kurz registriert sei weiterhin die Angabe von LOTSY (1918, S. 1403), daß er bei Kreuzungen von *Citrus decumana* mit *C. aurantium*, je nachdem die eine als Mutter, die andere als Vater verwendet wurde, Nachkommen mit verschieden großen Früchten erhalten hätte. Das wäre auch in der folgenden Generation so geblieben[5]).

[1]) Dagegen ist ein oft citiertes zoologisches Beispiel (GODLEWSKI 1906), in dem trotz Fehlens eines ♀ Kerns gewisse mütterliche Eigenschaften in den ersten Entwicklungsstadien des Keimes auftreten sollten, hier nicht mehr zu nennen, nachdem TH. BOVERI (1918, S. 447) gezeigt hat, daß GODLEWSKI ein tatsächlicher Irrtum unterlaufen war.

[2]) Siehe auch RENNER (1921a, S. 618).

[3]) Vgl. schon PFEFFER (1897, S. 46). Es würden verschiedene Pflanzenarten entstehen, „wenn es möglich wäre, denselben Zellkern mit verschiedenen Cytoplasten oder denselben Cytoplasten mit verschiedenen Kernen erfolgreich zu combinieren".

[4]) Bringt gelegentlich ein ♂ *Hookeri*-Kern im Befruchtungsakte auch ♂ Plasma mit, so kann die Zygote „gesunden", d. h. also wohl, daß hier die *Hookeri*-Chloroplasten ergrünen können. Die ♀ Plastiden bleiben farblos und verursachen „Scheckung" an dem Bastard.

[5]) Wenn G. und P. HERTWIG (1914, S. 83) die Berücksichtigung der F_2-Generation verlangen, um zu entscheiden, welche „Eigenschaften" mit dem „Kern-Idioplasma"

Noch besser ist die Differenz reciproker Hybriden in F_1 offenbar bei *Epilobium*-Bastarden ausgeprägt. Schon seit langem war das bekannt, und LEHMANN (1918, 1919, 1921 b) sowie RENNER und KUPPER (1920) haben es neuerdings bestätigt. Die beiden letztgenannten Autoren machen es nun sehr wahrscheinlich, daß die Unterschiede hier lediglich durch das mütterliche Plasma bedingt sind. LEHMANN glaubte demgegenüber auch an einige „patrokline" Merkmale; doch ist das nach RENNER und KUPPER sehr zweifelhaft. Das Cytoplasma würde dabei auf die im Kern vorhandenen Gene so einwirken, daß es selbst „Dominanzwechsel" ermöglicht. Und zwar begünstigt das Plasma jeder Art die Ausprägung des der Art eigenen Charakters. Damit erhalten die *Epilobium*-Kreuzungen noch größeres Interesse als die von *Oenothera*. Handelt es sich hier nur um mehr oder weniger gestörte Chlorophyllbildung, so können bei *Epilobium* auch ganz andere „Merkmale" beeinflußt werden (z. B. Krümmung der Sproßspitze, Ausbildung der Blumenkrone, Fertilität)[1]).

Damit hätten wir auch eine Anknüpfuug an die Vorstellungen, die HAECKER (1910, s. a. 1921, S. 408ff.) sich von der „Rückwirkung" der Kerne auf das Plasma und vom Plasma auf die Kerne gemacht hat. Es ist jedoch zu erwarten, daß eine idiokinetische Veränderung der Gene dabei ausgeschlossen ist. Sie sind eben weitgehend „unabhängig" in den Kernen lokalisiert, und GOLDSCHMIDT sagt neuerdings (1920d. S. 201) lakonisch, daß das heute „als eine elementare Tatsache gelten" könne. Bei qualitativer Ungleichheit der Chromosomen könnte man dann aus ihrem räumlichen Verhalten während der allotypen Teilungen die Spaltungsregeln direkt ableiten. Fig. 387a, b soll uns das versinnbildlichen. Wir haben (in I) zwei haploide Kerne mit je drei Chromosomen. Wir stellen uns vor, daß sie (neben anderen Genen) die Gene A B C und a b c in sich trügen. In der jungen Zygote (II) würden dann Aa Bb Cc miteinander vereinigt. Und wenn die Individuen geschlechtsreif geworden sind, wird der Zufall entscheiden, welche Kombinationen durch die heterotype Teilung resultieren, indem die entsprechenden homologen Gene entfernt werden. Wir haben die acht möglichen Fälle in III abgebildet. Es sind das ABC, Abc, AbC, aBC, aBc, abC, abc und ABc (vgl. auch bei ZIEGLER 1905, 1918, J. H. SCHAFFNER 1915, BAUR 1919, S. 167 usw. usw.).

Die Voraussetzung, von der wir ausgingen, nämlich die qualitative Ungleichheit der Chromosomen, ist uns aus unseren bisherigen Ausführungen wohl bereits nahezu gesichert. Schon die konstanten Größen- und Formunterschiede innerhalb eines Satzes sprachen ja dafür. Und es ist jedenfalls, wie LUNDEGÅRDH sagte (1912a, S. 431, 1913a,

übertragen werden, so würde das hier also noch nicht genügen. Ich möchte indes annehmen, daß der Fall nur wie der der ausnahmsweise erhaltenbleibenden „Dauermodifikationen" in Form einer „Nachwirkung" zu erklären ist.

[1]) Der Fall, den BALLY (1919a) für seine *Triticum* × *Aegilops*-Kreuzung anführt, ist dagegen wohl noch ganz unsicher, weil wir über die karyologische Grundlage zu wenig klar schauen (s. oben S. 442, 580). Der Schweizer Forscher meinte hier die Möglichkeit realisiert zu sehen, daß gewisse „Eigenschaften" von *Aegilops* übertragen bleiben können (nämlich die starke Bestockung und die basale Abbruchstelle der Ähre), trotzdem nur *Triticum*-Chromosomen in den Sexualzellen waren. Siehe für reciprok verschiedene Bastarde auch die alten bei W. T. SWINGLE und WEBBER (1898) und CH. E. ALLEN (1905c, S. 233) zusammengestellten Beispiele, über die GÄRTNER, FOCKE, CASPARY, MILLARDET usw. berichten. Des weiteren vgl. GARD (1911) für *Cistus*-Hybriden.

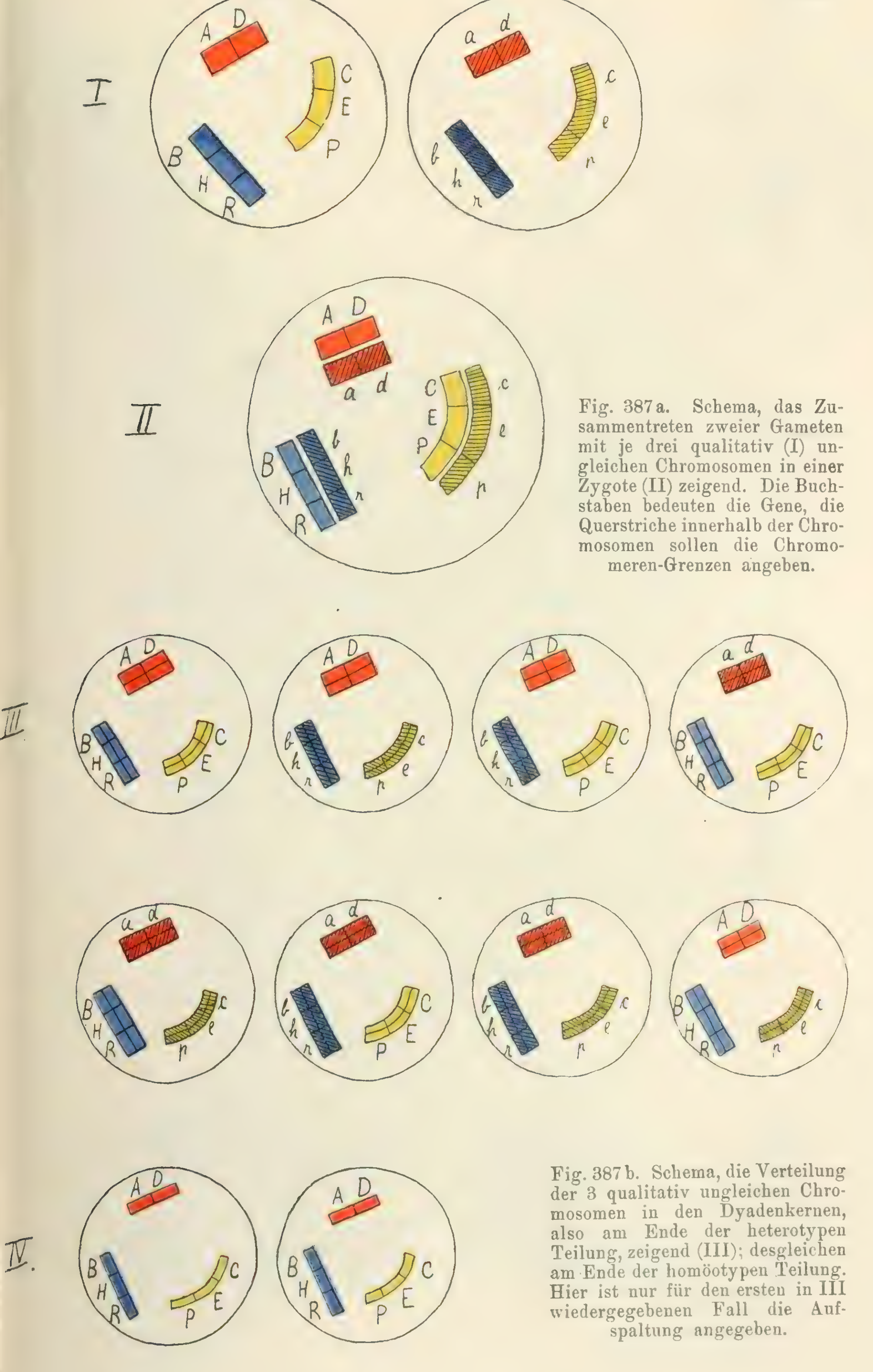


Fig. 387 a. Schema, das Zusammentreten zweier Gameten mit je drei qualitativ (I) ungleichen Chromosomen in einer Zygote (II) zeigend. Die Buchstaben bedeuten die Gene, die Querstriche innerhalb der Chromosomen sollen die Chromomeren-Grenzen angeben.

Fig. 387 b. Schema, die Verteilung der 3 qualitativ ungleichen Chromosomen in den Dyadenkernen, also am Ende der heterotypen Teilung, zeigend (III); desgleichen am Ende der homöotypen Teilung. Hier ist nur für den ersten in III wiedergegebenen Fall die Aufspaltung angegeben.

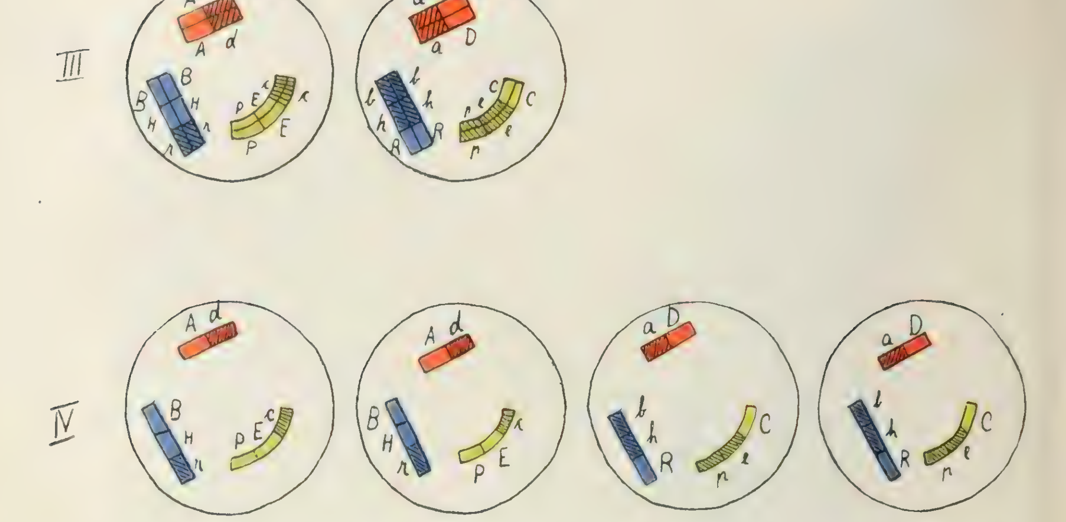


Fig. 388a. Schema des Austausches von Chromomeren nach gewöhnlichem „Crossing over“; die gestrichelten Chromosomenteile gehören wieder wie in Fig. 387 dem Elter mit den „Recessivgenen“ an. In III am Ende der Dyadenteilung. In IV am Ende der Tetradenteilung.

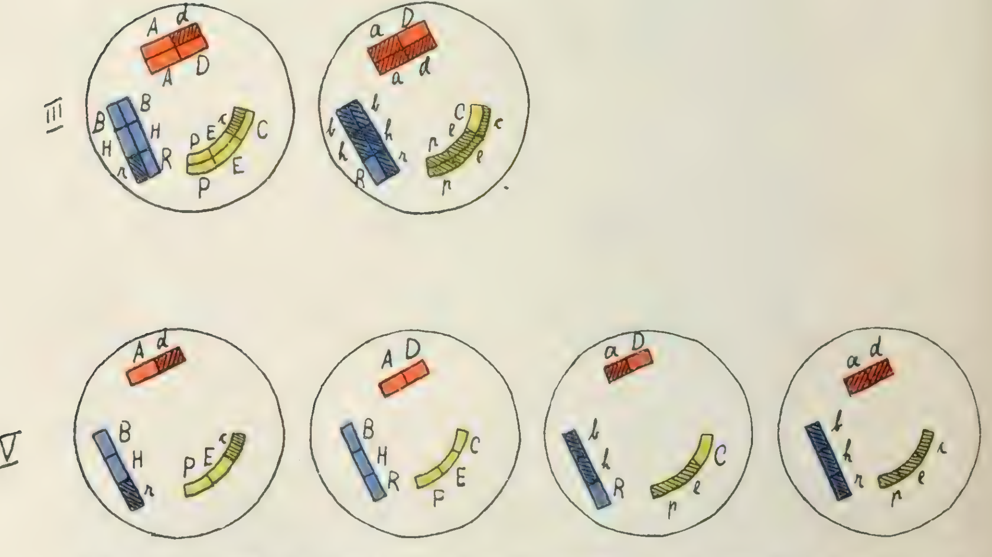


Fig. 388b. Schema des Austausches von Chromomeren nach jener Form des „Crossing over“, bei der nur eine der beiden Spalthälften eines univalenten Chromosoms den entsprechenden anderen Partner eingetauscht hat, die andere unbeeinflußt geblieben ist.

S. 313, 1913b, S. 35, 1914b, S. 150), die „physiologische Ungleichheit" der Chromosomen das Primäre, was überhaupt erst ihre konstante Zahl und Form bedingt. Experimentell hat zuerst TH. BOVERI (1902, 1904, S. 42ff., 1907; vgl. auch die Zusammenfassungen bei HAECKER 1907, S. 57—61, GODLEWSKI 1909, S. 208—226 und DRIESCH 1909b, S. 28ff.) durch mehrfache Befruchtung bei Echinodermen die qualitativen Differenzen nachgewiesen. Er erreichte damit, daß nicht alle Zellen die volle Chromosomenzahl erhielten und im übrigen die Chromosomen in wechselnder Kombination zusammentraten. Das Schicksal der Zellen resp. der daraus erzogenen Sonderindividuen war dabei ungemein verschieden. Verschiedenheiten in der Plasmaverteilung waren zum mindesten nicht nachweisbar. Unseres Erachtens würden sich die Versuche TH. BOVERIS an Fucaceen-Eiern gut wiederholen lassen[1]. Und wir könnten dann auch ein Seitenstück zu dem Auftreten von verschiedenchromosomigen Species erhalten, die wir oben eingehend (S. 604ff.) schilderten. Schon damals sagten wir, daß reine Zahlendifferenzen nicht genügten, da ja dann ein Unterschied unter Individuen mit der gleichen Chromosomenzahl nicht existieren würde.

Wollen wir noch weitere zoologische Beispiele anführen, so wären die Befunde KUPELWIESERS (1912, S. 378ff.) zu erwähnen. Dieser machte es sehr wahrscheinlich, daß durch Chromosomenverschleppungen, wie sie infolge von Befruchtung mit „stammfremden" Spermien in der Furchungsspindel zustandekommen, „alle möglichen Abstufungen von ganz pathologischen und partiell defekten zu ganz normalen Keimen" resultieren. Endlich seien noch FEDERLEY (1915, 1916), ROSENBERG (1917 usw., s. a. oben S. 438ff.) u. a. genannt, die aus dem Nichtvermögen gegenseitiger Bindung bei einigen Chromosomen im Gegensatz zu anderen, für tierische wie für pflanzliche Fälle auf qualitative Verschiedenheit schließen möchten.

Alle „Beweise" für eine Ungleichartigkeit der Chromosomen sind aber noch indirekte. Eine direkte Einsicht in die Verschiedenheit der Einzelchromosomen eines Kerns könnte erst dann erreicht werden, wenn wir wüßten, im Chromosom I steckt das Gen für X, im Chromosom II das für Y usw. Bei den Geschlechtschromosomen haben wir uns diesem Ideal sehr genähert (vgl. insbesondere CH. E. ALLEN 1917b, 1919 bei *Sphaerocarpus*; s. a. S. 627). Ja wir glaubten damit bereits auch gewisse „geschlechtsgebundene"[2] Merkmale determiniert. Und wir dürfen annehmen, daß in dem von BAUR (1912) und SHULL (1914b) beschriebenen Fall von *Melandryum album* ebenfalls das Gen für „Schmalblättrigkeit" mit der das ♂ Geschlecht bedingenden Constellation ähnlich enge verknüpft ist[3]. Der von GOLDSCHMIDT

[1]) So sind vielleicht schon einige der von TAHARA (1913) bei *Sargassum enerve* usw. beschriebenen Abnormitäten zu deuten.

[2]) Demgegenüber pflegen die Zoologen von „geschlechtsbegrenzter" oder „geschlechtskontrollierter" (GOLDSCHMIDT 1920a) Vererbung zu sprechen, wenn die Gene für die „sekundären Sexualcharaktere" in einem anderen Chromosom lokalisiert zu denken sind als die primären, das Geschlecht bestimmenden. Sie können aber nur „epistatisch" werden, wenn die entsprechenden Combinationen der „eigentlichen Sexualgene" vorhanden sind.

[3]) CORRENS (1921, S. 8) stellte neuerdings bei der gleichen Gattung 2 weitere geschlechtsgebundene Gene fest; das eine von ihnen bedingt eine abnorme Entwicklung der Blumenkrone.

(1913a) angegebene Fall bei *Mathiola* darf nach Miß SAUNDERS (1913) dagegen nicht mehr hier genannt werden.

Dabei kommen wir aber sehr bald zur Erkenntnis, daß die Zahl der Chromosomen sehr viel kleiner ist als die der bekannten Gene, und es muß somit, falls unsere Lokalisationshypothesen richtig sind, ein Chromosom viele Gene in sich bergen.

Schon SUTTON (1902b, S. 240) und CANNON (1903b) machten auf solche Folgerungen aufmerksam, und SPILLMAN (1908) forderte zuerst, daß niemals mehr Gene unabhängig voneinander mendeln dürften, als die Chromosomenzahl des Individuums betrüge. Damit erreichen wir eine „correlative" Bindung gewisser „Außenmerkmale", wie sie von den Vererbungsstatistikern schon oft festgestellt, freilich noch in keiner Weise erklärt war. Exakte Beispiele für „Koppelung" gewisser Gene wurden aber zuerst von BATESON und seinen Mitarbeitern (s. BATESON, SAUNDERS und PUNNETT 1906, S. 8ff., 1908, S. 10ff., BATESON und PUNNETT 1911) bei *Lathyrus odoratus* festgestellt.

Befinden sich, um auf unser Schema in Fig. 387 zurückzugreifen, in einem Chromosom das Gen A und gleichzeitig D, oder B und gleichzeitig H und R, endlich C sowie E und P, so müssen die Charaktere, die durch die in einem Chromosom zusammengeketteten Gene „repräsentiert" werden, immer zusammen in einem Individuum auftreten oder fehlen (s. bereits EMERSON 1911, G. N. COLLINS 1912a).

Die Tatsache aber, daß die Koppelung zwischen zwei Genen nur eine „relative" sein kann, ist nun schon des öfteren erwiesen. Nehmen wir z. B. an (s. Fig. 387), die Gene A und D sowie a und d wären dauernd miteinander verkoppelt, so dürfte ein Bastard von der Formel Aa Dd nur zwei Sorten von Sexualzellen bilden, nämlich zu 50% AD und zu 50% ad. Oft finden sich aber folgende Gameten ein: n (AD), 1 (Ad), 1 (aD), n (ad), und das bedeutet, daß in einem Teil der Fälle die Koppelung „gebrochen" ist[1]. Mit der Chiasmatypie-Lehre (s. oben S. 396) ließ sich diese nur relative Koppelung gut erklären, jedenfalls weit besser, als mit der sogenannten „Reduplikations-Hypothese"[2].

Sehen wir uns demgegenüber unsere beiden Schemata in Fig. 388a und b an. Sie entsprechen Fig. 387b, d. h. es handelt sich um Bilder von Dyadenzellen der F_1-Generation eines Hybriden, wie wir ihn in Fig. 387 II kennen lernten. Es ist eine der hier vorhandenen 8 Möglichkeiten herausgegriffen und ausgeführt, was sich ergeben würde, wenn einzelne Chromosomen durch die entsprechenden des anderen Partners ersetzt würden. Das kann nun so sein, daß ein glatter Austausch statt-

[1]) 1 wird dabei meist kleiner als n sein, so 1 = 1, n = 4 bei *Lathyrus* und *Antirrhinum* (s. BAUR 1919, S. 156) und zwar, wenn der Bastard aus der Kombination AD × ad hervorging. Es ist aber auch möglich, daß die Kreuzung Ad × aD war. Dann ist die neue Kombination die festere, und die AD- resp. ad-Gameten sind in der Minderzahl.

[2]) BATESON u. PUNNETT (1911), PUNNETT (1913), HERIBERT-NILSSON (1916), BATESON (1920) usw. (s. a. TROW 1916) halten es für möglich, daß „erbungleiche Teilungen" schon vor Bildung der Tetradenzellen vor sich gehen. Die Annahme, daß dann die einen der different gewordenen Zellen sich öfter teilen als andere, würde zwar auch die Zahlenreihen erklären können, in der die Genotypen auftreten, aber hier liegt überhaupt keine Fühlungsnahme mit der Cytologie vor. Die Lehre ist daher von unserem Standpunkt aus strikt abzulehnen (vgl. a. ALTENBURG 1916, MORGAN 1919, S. 115—117, NACHTSHEIM 1920 usw.).

findet (Fig. 388a), aber auch so, daß nur eine der beiden Längshälften den Austausch vornimmt, die andere unverändert bleibt (Fig. 388b; vgl. auch oben S. 397).

Wir brauchen nicht erst auseinanderzusetzen, daß sich die Kombinationsmöglichkeiten, in denen die Gene dabei zusammentreten, dadurch außerordentlich vermehren würden.

Es ist wohl müßig, jetzt schon darüber zu viel spekulieren zu wollen, wo sich denn eigentlich das durch die Chiasmatypie bedingte „crossing-over" befinden müsse. Nur daß es nicht in der Diakinese oder kurz vorher sein kann, wie es JANSSENS ursprünglich wollte, scheint mir festzustehen[1]).

Die Häufigkeit dieses (hypothetischen) „Crossing-over" ist nun von MORGAN und seiner Schule benutzt worden, um den Ort, an dem ein Gen innerhalb eines jeden Chromosomen gedacht werden muß, zu bestimmen. Sie analysierten dabei die Fliegengattung *Drosophila*, und über 100 Publikationen legen uns von der bewunderswerten Zusammenarbeit der genannten amerikanischen Forscher ein glänzendes Zeugnis ab (s. z. B. die Zusammenfassungen von MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES 1915, MULLER 1916, MORGAN 1917, 1919, NACHTSHEIM 1919).

Wir wissen, daß bei *Drosophila* nur vier haploide Chromosomen vorhanden sind, und daß sich alle bekannt gewordenen Gene — und zwar mehr als 100 — in vier Gruppen einordnen lassen. Es ließ sich nun direkt erweisen, welche Gruppe zu jedem Chromosom gehört, und es zeigte sich, daß das kleinste Chromosom die wenigsten Gene besitzt. Auch konnte jedes Gen seine bestimmte Stelle innerhalb des Chromosoms angewiesen erhalten[2]), und man kann daher die Distancen von einem zum anderen Platze, an dem der Gen-Stoff lokalisiert ist, in Einheiten messen, die HALDANE (1919) im Anschluß an bekannte Maßeinheiten der Physik als „Morgan" oder „Centimorgan" zu nennen vorschlägt.

Bei *Drosophila* fand sich nämlich zwischen den verschiedensten Genen ein ganz bestimmter Prozentsatz von Fällen ein, in denen die Koppelung gestört war. „Je weiter zwei Faktoren in den Chromosomen auseinanderliegen, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß zwischen ihnen der Riß durchgeht" (BAUR 1919, S. 169). Auf diese Weise konnte eine Reihenfolge der Gene aufgestellt werden, die natürlich immer die gleiche sein muß. „Würde diese Gesetzmäßigkeit nicht ganz allgemein in den Versuchen bestätigt gefunden, d. h. ergäbe die Berechnung der Lage eines Faktors aus seinen verschiedenen Koppelungen mit anderen Faktoren nicht immer den gleichen Punkt auf dem als Strecke gedachten Chromosom, dann könnte die ganze Theorie nicht stimmen. Aber gerade dieser Forderung genügen sämtliche Versuchsergebnisse, und das gibt der ganzen Theorie ihre heutige feste Begründung" (BAUR 1919, S. 171). Falls für einzelne Gene ver-

[1]) MULLER (1917) meinte noch vor nicht langer Zeit, eine Entscheidung, ob nicht zuweilen doch das Strepsinema erst den Austausch vornehmen könne, sei noch nicht erwiesen. Das ist zuzugeben und für das in Fig. 388b abgebildete Schema wäre ein so „spätes" crossing-over entschieden günstiger. In der Diakinese aber ist wohl unter allen Umständen der Faktorenaustausch beendet (s. a. die neueren Studien von GELEI 1921; vgl. nachtr. Zusätze zu S. 397). HAECKER (1921, S. 394) möchte übrigens in seiner alten „Symmixis"-Lehre schon eine Art Vorläufer der „Chiasmatypie"-Lehre sehen.

[2]) Vgl. bereits hierfür MORGAN (1911 a, b).

schiedener Rassen genau die gleiche Stelle innerhalb eines Chromosoms als Lokalisationsort zu denken wäre, so könnte mit GOLDSCHMIDT (1920a) an quantitativ verschiedene Mengen von „Enzym-Substanz" wie an qualitative Veränderung im Sinne der „multiplen Allelomorphe" (MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES 1915, S. 155ff.) gedacht werden. Hier handelt es sich um idiokinetische Umänderungen eines Gens, die in so verschiedener Richtung erfolgen, daß man sie nicht in der Sprache der „Presence-absence"-Hypothese formulieren kann.

Wenn zwei sehr weit auseinanderliegende Faktoren wieder kleinere Koppelungszahlen zeigen, als man anzunehmen geneigt ist, so könnte ein „double crossing-over" aufgetreten sein; das kommt aber ganz außerordentlich viel seltener als einfaches crossing-over vor (s. Rés. bei NACHTSHEIM 1920, S. 137, SHARP 1921, S. 384—395).

Für *Lathyrus* und *Primula* hat nun BRIDGES (1914) den Versuch gemacht, in ähnlicher Weise wie bei *Drosophila* eine „Topographie" der Chromosomen aufzustellen, doch kennen wir hier noch zu wenig Gene. STURTEVANT (1915, S. 263) brachte weiter eine Anzahl von Fällen aus der Literatur zusammen, bei denen bestimmte Koppelungen sichergestellt sind (für *Lathyrus, Pisum, Mathiola, Melandryum, Antirrhinum* und *Senecio*), und MORGAN (1919, S. 134ff.) hat die Liste erweitert (*Primula, Triticum* usw.). In ganz allgemein gehaltenen Worten sagte auch bereits HONING (1916), als er zwei Rassen von *Canna* kreuzte, die sich in mehr Genen unterscheiden, als Chromosomen vorhanden sind (neun)[1], daß „in none of the sowings the segregation ratios correspond to those which may be expected from an independent Mendelian segregation". Aber wir haben auch speziellere Angaben. So suchte SURFACE (1916) für *Avena* zu zeigen, daß in einem bestimmten der 21 Chromosomen[2]) allein neun der bekannten Gene enthalten sind, und daß anderseits die drei Gene, die „polymer" die Schwarzfärbung der Spelzen bedingen, in drei verschiedenen Chromosomen liegen müssen. WHITE (1917a, b) erörtert eingehend, daß sich die bei *Pisum* aufgefundenen mehr als 35 Gene genau auf 7 Gruppen — den 7 Chromosomen entsprechend — verteilen lassen. Dabei waren damals 4 Gruppen mit Sicherheit und 3 weitere mit Wahrscheinlichkeit zu unterscheiden. D. F. JONES (1917) berichtet über erste Versuche, die Gene bei *Solanum Lycopersicum* in bestimmten Chromosomen zu lokalisieren, ferner haben D. F. JONES und GALLASTEGUI (1919) bei *Zea Mays* schon für drei Chromosomen drei, drei und zwei gekoppelte Merkmale festgestellt. Auch gibt Frl. v. UBISCH (1921) für *Hordeum* einige Faktoren-Verteilungen auf die sieben Chromosomen an (s. hier auch einige ältere jetzt aufgegebene Versuche der gleichen Autorin 1918, 1920)[3]).

Bei weitem am glänzendsten wird sich aber in absehbarer Zeit die Analyse für *Antirrhinum majus* gestalten, für das BAUR nicht weniger als 110 gesonderte Gene kennt (briefl.). Dabei ist die Chromosomenzahl nur acht (höchstens neun, vgl. oben S. 572). Schon vor vier Jahren (BAUR 1918) wußte er z. B., daß die von ihm mit

[1]) Siehe dazu S. 587. HONING arbeitete anfangs mit der 3-, später mit der 8-Zahl von Chromosomen.

[2]) Freilich glaubte der Verf. damals noch an die früher angegebene 8-Zahl.

[3]) Besonders günstig dürfte ferner die Untersuchung der Gattung *Crepis* werden, mit der BABCOCK (1920) z. Zt. arbeitet.

F SG XMJ𝔄 bezeichneten Gene alle in einem Chromosom liegen müssen. Aber gerade an diesem Beispiel zeigte sich auch, daß die Koppelung nicht unter allen Umständen überall gleich fest ist. Und zwar hatten die durch den Druck oben verbundenen Gene eine besonders feste Bindung. Hierin scheint mir ein Unterschied gegenüber *Drosophila* — wenigstens gegenüber dem weiblichen Geschlecht — zu bestehen. Denn bei dieser Gattung konnte prinzipiell zwischen sämtlichen Genen ein Koppelungsbruch eintreten, wenn auch im Einzelfalle nahe beieinanderliegende durch sogenannte „Interferenz"wirkungen fest zusammenhielten (s. z. B. MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES 1915, S. 64). Bei *Antirrhinum* aber ist die Koppelung zwischen bestimmten Genen absolut. Und hier können wir an unsere morphologischen Erfahrungen anknüpfen und sagen, diese absolut verkoppelten Gene befinden sich in einem Teilabschnitt eines Chromosoms, den wir „Chromomer" nannten.

MORGAN und seine Mitarbeiter haben die Anordnung der Gene innerhalb eines Chromosoms als „linear" angenommen (z. B. MORGAN 1919, S. 118 ff.). CASTLE (1919a, b) suchte neuerdings darauf aufmerksam zu machen, daß manche Daten dagegen sprächen, vor allem die Tatsache, daß öfters die „Distancen" nicht ganz genau die gleichen wären, wenn man sie aus verschiedenen Kreuzungen berechnet (s. a. TROW 1916). Er hat auch besondere „sterische Modelle" konstruiert, die die Erfahrungen der modernen Chemie bezüglich der Atom-Anordnung in einem Molekülverbande berücksichtigen. Aber MULLER (1920) erwidert darauf, daß niemals gesagt sei (S. 98) „that the percents of crossing-over are actually proportional to the map distances. What has been stated is that the percents of crossing-over are calculable from the map distances or, to put the matter in more mathematical terms, that the percents of crossing-over are a function of the distances of points from each other along a straight line." Die Reihenfoge der einzelnen Gene stehe jedenfalls fest, und jeder Faktor sei nur von zwei anderen gebunden. Das bedeutet aber eine „lineare Anordnung". Die ganze Faktorengruppe ist somit dynamisch gesprochen eine Kette. „This does not necessarily mean that the spatial relations of the factors accord with these dynamic relations, for it is conceivable a priori that factor A might be far off from B in another part of the cell, or that both might nevertheless attract each other, during the segregation division, by some sort of chemical or physical influence." Im allgemeinen stimmen die Distancen desto besser, je kleiner sie sind, so daß AB + BC wirklich = AC ist. Für kleinere Abweichungen wäre bereits eine leichte Krümmung der „Linie" zur Erklärung ausreichend. Außerdem könnten „environmental conditions, the age of parents, genetic factors and the amount of discrepancy due to differential viability" die Bindung in etwas variieren lassen (vgl. auch MORGAN, STURTEVANT u. BRIDGES 1920).

Ferner äußert sich DETLEFSEN (1920) dazu eingehender. Er führt aus, daß allein schon viele „modificierende" Faktoren vorhanden sein könnten, um den Prozentsatz der crossing-over von dem erwarteten etwas verschieden sein zu lassen (MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES 1915, S. 68, MORGAN 1919, S. 143, NACHTSHEIM 1921). Und darum dürfe man korrekter Weise nicht sagen „that linkage is not a function of distance, i. e. crossing-over is not necessarily proportional to distance. The distance between two genes may remain fairly constant.

but the amount of crossing-over depends upon numerous hereditary factors". Wichtig wäre insbesondere, zu sehen, ob dieser Chromosomenaustausch nicht durch Außenfaktoren beeinflußt werden kann (s. a. die Diskussionen bei RENNER 1920, LEHMANN 1920b, HAECKER 1920, GOLDSCHMIDT 1920d). Und da darf in erster Linie an die positiven Resultate von PLOUGH (1917. 1921) für *Drosophila* erinnert werden, die er durch Verbringen in andere Temperaturen erreichte. Der Prozentsatz an crossing-over konnte dadurch erheblich abgeändert werden. Gleichzeitig zeigte es sich, daß auf diese Weise sich ein indirekter Beweis dafür erbringen ließ, daß der Austausch nicht erst in der Diakinese, sondern früher zur Zeit der Synapsis oder des Strepsinema stattfinden muß (vgl. oben S. 413). Denn es konnte unter dem Mikroskop kontrolliert werden, daß nur, wenn bei der Eireifung von *Drosophila* die letztgenannten Stadien der andersartigen Temperatur ausgesetzt wurden eine Veränderung im Prozentsatz des crossing-over gegen die Norm überhaupt möglich war.

GOLDSCHMIDT (1917) hat den Versuch gemacht, die „crossing-over"-Theorie dahin zu modificieren, daß nicht ganze materielle Teile der Chromosomen „ausgetauscht" werden, sondern daß die Gene durch verschieden starke Kräfte in jeder Prophase in die sich bildenden Chromosomeneinheiten einseitig hineingezogen werden können. Bei Gleichheit der Kräfte wäre ganz freier Austausch möglich. Wären sie variabel, so könnten sie durch sich überschneidende Kurven dargestellt werden. Der Grad der Überschneidung würde der Häufigkeit des crossing-over entsprechen. Vielleicht wäre es möglich, die Adsorptionsgesetze zur Erklärung dieser hypothetischen Kräfte heranzuziehen (s. a. oben S. 334). Die Theorie ist sicher geistreich, sie bemüht sich, eine mehr „morphologisch" gerichtete Denkweise durch eine „physiologische" zu ersetzen und würde uns des karyologischen Beweises für eine Chiasmatypie entheben. Aber STURTEVANT (1917), BRIDGES (1917), JENNINGS (1918), MORGAN (1919, S. 114), SHARP (1921, S. 395) haben sie eingehend zurückgewiesen. CASTLE (1919a, S. 30) hält indes die Frage noch für offen.

Sehr interessant ist es nun, daß zwischen bestimmten Chromosomen eines Paares niemals ein Austausch in irgendeiner Form möglich zu sein scheint, so z. B. nicht bei gewissen „Geschlechtschromosomen" von Tieren (s. BAUR 1919, S. 200)[1]. Wir haben dann eine völlige „Linkage", wie der technische Ausdruck lautet.

Die Abstoßung von einzelnen Chromosomen könnte nun unter Umständen auch zu jenen Fällen führen, die man als „Mutationen" zusammenfaßt. Wir haben oben bereits gesehen, daß eine Anzahl sich auf eigenartige Chromosomen-Kombinationen zurückführen läßt (S. 598ff). Wir würden wieder eine andere Kategorie erhalten, wenn ganze Teile von Chromosomen völlig oder scheinbar verloren gingen. Dann müßten wir zu dem gelangen, was die Vererbungsforscher „Verlustmutationen" nennen. Erinnern wir uns da jener Fälle, die Miss LUTZ (1916) anführte, und die mit dem Abbau von Chromosomen zusammenhängen, und jener phylogenetischen Spekulationen, die wir im Anschluß an DELAUNAY

[1]) Entgegen *Drosophila* verhalten sich aber bei den daraufhin untersuchten Pflanzen (*Primula*, ALTENBURG 1916) beide Geschlechter gleich (vgl. dazu auch SHARP 1921, S. 390ff.).

(1915) erörterten (s. oben S. 632). Aber nach LOTSY (1919b) könnte es sich auch nur darum handeln, daß bei der Segmentierung des heterotypen Spiremfadens der Zerfall in die Chromosomen nicht in den erwarteten Grenzen eintritt, sondern an einem Chromosom das Chromomer eines benachbarten hängenbleibt. Dann könnte unter Umständen einer Sexualzelle dies Stück fehlen (s. a. GATES 1915b, S. 526, MORGAN 1919, S. 159). Wir wollen darauf hinweisen, daß dies nur dann möglich wäre, wenn das ganze Nachbarchromosom aus der Gesamtgarnitur herausfällt, und das wäre wieder nur denkbar infolge abnormer Verteilung der Chromosomen, wie sie ja gerade bei Hybriden so häufig ist (Cap. 7). Selbstverständlich könnte man sich als Ursache einer „Defektrasse" auch einfach ein Wegbleiben eines Chromosoms ohne diese zuvorige Chromomeren-Umordnung denken.

Schon GOLDSCHMIDT (1913d, S. 314ff.) hatte eine Art „freier Beweglichkeit" gewisser Chromosomenabschnitte postuliert, die bei „linearer" Gen-Anordnung zu Differenzen in der Qualität der Gameten führen muß. Vor allem aber sei aus Gründen historischer Pietät des Forschers gedacht, der zuerst die Möglichkeit einer Zusammenhangs-Lockerung der hintereinanderliegenden Gene durch seine sogenannte „seirolyte" Spaltung erkannte, wenn er damals natürlich auch noch nicht die Chromosomen-Theorie erörtern konnte. Es war CORRENS (1902). Und er betonte schon damals, daß die Reduktionsteilung (die „zygolyte") somit zwei Chromosomen trennen würde, die nicht mehr den ursprünglichen glichen.

LOTSY (1914, 1918, 1919a) möchte nun am liebsten jegliche „Mutationen" mit irgendwelchen Kombinationswirkungen erklären. Das ist natürlich unmöglich; denn dann müßten ja sämtliche Gene schon von Urzeiten an vorhanden gewesen sein, und wir kämen letztenfalls zur CUVIERschen Typenkonstanz. Wir sind mit der Mehrzahl der Forscher davon überzeugt, daß sicherlich Fälle einer „Idiokinese" und zwar, wie wir ausführten (S. 637) in qualitativer (Idiometabolie) wie in nur quantitaver (Idioauxesis, Idiomeiosis) Art häufig genug vorkommen (s. a. GATES 1915a, S. 303). Indicien dafür lieferten uns bereits die Rassen mit verschiedenen Chromosomenformen. Erwägungen, die fast Beweisen nahekommen, stellte GOLDSCHMIDT im Anschluß an seine *Lymantria*-Kreuzungen an (s. auch oben S. 653, 661 und die hier noch angeführte Literatur).

Freilich das Experiment hat uns das Auftreten von Mutationen unter bestimmten Außen- oder Innenkonstellationen erst in zwei Fällen gezeigt, und beide sind zoologische. Es handelt sich da einmal um die oft citierten Versuche TOWERS (1906) mit *Leptinotarsa*, von denen freilich BAUR (1919, S. 294) sagt, daß sie „in letzter Zeit nicht mehr für beweiskräftig gehalten werden, weil das Ausgangsmaterial nicht genügend einheitlich war", und um die neueren Experimente von JOLLOS (1921) bei *Paramaecium*. Botanische Analoga dazu haben wir noch nicht. Die „Genasthenie", d. h. die übrigens gleichfalls an Tieren gewonnene Vorstellung A. v. TSCHERMAKS (1917, 1921), wonach schon eine einfache gegenseitige Beeinflussung der Chromosomen infolge Heterozygotie eine „Mutation" hervorrufen könnte, möchten wir bis auf weiteres noch ablehnen[1]).

[1]) Bei einer so sorgfältig studierten Species wie *Drosophila* wird z. B. (MORGAN, STURTEVANT, MULLER u. BRIDGES 1915, S. 212, MULLER 1918, MORGAN 1919, S. 34) jede „Contamination" der Gene ausdrücklich geleugnet.

Besonders HARPER (1919, 1920) setzt sich neuerdings dafür ein, daß wir die „dogmatischen" Vorstellungen absoluter Festheit der Gensubstanzen aufgeben. Er fragt, wie es überhaupt denkbar wäre, daß colloide Systeme unter allen Umständen mit anderen zusammentreten und dabei ganz unbeeinflußt bleiben sollen. Doch vermag auch er noch keine Beweise in dieser Richtung zu erbringen. Sollte etwas derartiges einmal wirklich bewiesen werden, würden wir mit einer Chiasmatypie nicht auskommen, sondern müßten auf die „Mixochromosomen-Lehre" (s. oben S. 396) in irgendeiner Form zurückkommen.

Im Anschluß an die hier aufgeworfenen Probleme sei noch eine Frage von größerer theoretischer Tragweite gestreift. Es handelt sich um das Auftreten von Genen in „dominanter" Form, die „eigentlich" nur in „recessiver" vorhanden sein dürften und die infolge äußerer Umstände sich neu zu bilden scheinen.

So wissen wir, daß *Capsella Hegeri* aus *Capsella bursa pastoris* hervorgegangen ist (Graf SOLMS-LAUBACH 1900), und daß aus letzterer die Gene „für die dreieckige Kapselform" durch „Verlustmutation" verschwunden sind (SHULL 1911a, 1914a; DAHLGREN 1919). Aber trotzdem kann die charakteristische Kapselform der *bursa pastoris* doch auftreten, wenn die Pflanze von *Albugo candida* deformiert ist.

Ferner wissen wir, daß bei weiblichen Exemplaren von *Melandryum* männliche Sexualcharaktere durch *Ustilago violacea* ausgelöst werden können, die sonst nur bei Gegenwart einer anderen „Erbformel" auftreten (STRASBURGER 1900c, SHULL 1911b, 1914b usw.). Auch deuteten wir oben schon an (s. S. 661), daß in diöcischen Species ein geschlechtlich determiniertes Individuum plötzlich das andere Geschlecht hervortreten lassen könne. Wir sagten mit CORRENS (1920), es handele sich um Verwirklichung einer im Genotypus der Art liegenden „Potenz". Man wird hier versucht sein, eine eigentliche Idiokinese für die Sexualzellen auszuschließen, da ja eine Umänderung der erblichen „Eigenschaften" nicht damit verbunden ist und wir nur besondere „Phänotypen" sehen. Aber man könnte, um einen Zusammenhang mit der Beeinflussung der Zelldifferenzierung durch die Gene aufrecht zu erhalten, in somatischen Zellen ein Überwiegen einer Gensubstanz in quantitativer Hinsicht erwarten, die unter „normalen" Verhältnissen so gering ist, daß sie dauernd hypostatisch bleibt. Wir haben noch keinen Fall kennen gelernt, in dem nicht durch solche Außenfaktoren ein Phänotypus realisiert ist, der nicht auch sonst genotypisch „potentiell" möglich wäre. Und eine wirkliche Aufklärung würde letztenfalls auf eine Aufklärung der „Recessivfaktoren" in chemischer Hinsicht hinauslaufen. Diese wird wohl meist dahingehen, daß nicht „Nichts", eine völlige „Absence" vorhanden ist, sondern ein „Etwas", das nur nicht die Stärke erreicht, die für Dokumentieren eines „präsenten" Faktors genügen würde. Vorübergehende Steigerung von Enzymproduktion unter bestimmten als „unnormal" angegebenen Außenbedingungen kann aber genau so zum Genotypus gehören wie die Dosierung beim „Normalwachstum"!

Hier knüpft auch A. v. TSCHERMAK (1921, S. 328) an, indem er die oben erwähnte „Genasthenie" zur Erklärung heranzieht. „Es ist sehr wohl mit der Möglichkeit zu rechnen, daß bei . . . genasthenisch kryptomeren Individuen ohne neue Zufuhr von ergänzenden Erbanlagen . . . die geschwächten Gene plötzlich wieder zur Wirksamkeit

gelangen, sei es „spontan", sei es im Anschluß an eine „Erschütterung" des Systems durch eine neuerliche Bastardierung oder durch äußere Momente. Ohne Vorkenntnis der Genealogie eines solchen Individuums würde man darin eine Mutation oder einen Atavismus sehen."

Wir möchten ein solches „Sich erholen" der Gene auch als einen besonderen Fall einer quantitativen Idiokinese betrachten.

Damit eine neue „Art" sich bilden kann, muß also entweder eine neue „festbleibende", d. h. „homozygote", Chromosomen-Kombination oder eine Idiokinese resp. Mutation aufgetreten sein. Aber noch ein anderer Faktor ist notwendig, damit die Art Bestand hat. Die umkombinierten oder umgebildeten Gene müssen zueinander „passen". Sie müssen also so „harmonisch" aufeinander abgestimmt sein, daß fruchtbare Sexualzellen möglich sind[1]). Und das ist in einem großen Teil bei den „Neuschöpfungen" nicht der Fall. Die Sterilität, die so resultiert, kann einfach nur mit dem Vorhandensein eines „Mendelfaktors" erklärt werden. In morphologische Sprache übersetzt, bedeutet das, daß ein oder einige Chromosomen irgendeinen Stoff in das Zellgetriebe hineintragen, wodurch dieses ins Stocken gerät und die „normale Ontogenese" nicht mehr möglich ist. Schon früher (TISCHLER 1908, S. 128) habe ich darauf hingewiesen, daß z. B. für *Lathyrus* und *Hordeum* Beobachtungen in dieser Richtung vorliegen. Den Fall von *Lathyrus* (BATESON, SAUNDERS, PUNNETT 1905, S. 91) hat zudem GREGORY (1905, s. oben S. 435) cytologisch erforscht.

BELLING (1914) hat genauere Untersuchungen über die Vererbung von „Semisterilität" bei den Leguminosen *Stizolobium Deeringianum* (= „*Velvet bean*"), *St. niveum* (= „*Lyon bean*"), *St. niveum* var. (= „*China bean*) und *St. hassjoo* („*Yokohama bean*") angestellt. Die Elterpflanzen hatten bei Selbstbestäubung in F_1 zu 100 % guten Pollen und meist gute Samenanlagen. Bei Kreuzungen untereinander aber hatten die F_1-Individuen nur 50 % normalen Pollen und normale Embryosäcke, während 50 % abortierten (s. auch S. 658). In der F_2-Generation hatte die Hälfte aller Individuen lauter gesunde Pollenkörner und Embryosäcke, während die andere Hälfte wieder nur zu 50 % guten Pollen und 50 % gute Embryosäcke besaß. In F_3 blieben die normalsexuellen Individuen von F_2 weiter normal, während die übrigen zur Hälfte gesunde und zur Hälfte Individuen hervorgehen ließen, die nur zu 50 % normale Geschlechtszellen entwickelten. BELLING sucht sich diese Semisterilität mit Heterozygotie in 2 Faktoren zu erklären: K und L. Treffen beide zusammen, sind die Gameten steril, haben wir aber die Kombinationen Kl und kL, so sehen wir noch Fertilität. Danach würden also 2 Chromosomen sich „unharmonisch" zueinander verhalten[2]).

Wir haben früher eingehend gezeigt (TISCHLER 1906a b, 1907, 1908, 1910), daß die Frage der totalen Bastardsterilität nicht einfach

[1]) Für monöcische resp. zwittrige Diplonten könnte aus gewissen Erscheinungen der Selbststerilität (CORRENS 1913) auch gefolgert werden, daß hier besondere Gene vorhanden sind, welche eine so große Gleichheit in den ♂ und ♀ Gameten bedingen, daß eine Kernvereinigung unmöglich ist (vgl. dazu aber EAST 1915, SIRKS 1917, S. 218ff.).

[2]) MALINOWSKI (1920) opponiert zwar gegen die spezielle Formulierung BELLINGS, muß aber doch zugeben, daß die Bastardsterilität durch das Zusammentreffen in einer Zygote von zwei oder einer größeren Anzahl von Elementen, die miteinander nicht harmonieren, bedingt sei.

stets sich mit mangelnder morphologischer Chromosomenaffinität in der Synapsis erklären läßt (s. auch oben S. 432). Eine „physiologische“ Unverträglichkeit muß darum da, wo nicht reine Außenfaktoren für das Zustandekommen der Unfruchtbarkeit maßgebend sind, doch gefolgert werden[1]). Wir drückten uns früher so aus, daß wir sagten, die ganze Entwicklungsrichtung, die der Gamete in ihrem Chromosomensatz „mitgegeben“ ist, sei daran schuld, daß ein normales Zellenleben nicht mehr in gleicher Weise möglich wäre wie bei anderen Gameten. Und O. HERTWIG (1912) prägte das Wort von „disharmonischer Idioplasmaverbindung“. Es sei daran erinnert, daß VUILLEMIN (1889) schon vor Jahren dafür „Antibiose“ gesagt hatte, um einen Gegensatz zum Zusammenpassen, zur „Symbiose“ zu haben. „L'élément mâle ou l'œuf provoquera un état maladif ou monstrueux, si l'exacte harmonie des vies combinées dans le fruit vient à être altérée“.

Die beiden im Sexualakte kombinierten unharmonischen Chromosomensätze brauchen sich zunächst noch in keiner Weise gegenseitig zu tangieren. Daneben kann freilich eine Art Beeinflussung in Form einer „stimulierenden“ Giftwirkung angenommen werden (JOST 1908, TISCHLER 1908). Ganz ähnlich spricht sich neuerdings auch GOLDSCHMIDT (1920b, S. 184) bei einer Erklärung der Abnormitäten der Intersexualität[2]) aus. Die „notwendige quantitative Relation“ muß hier gestört sein, da die „Produkte des zu konzentrierten Enzyms zu schnell gebildet“ werden. Und G. HERTWIG (1920, 1921b) weist mit Nachdruck darauf hin, daß in manchen Fällen der giftige Einfluß der artfremden ♂ Chromosomen schon auf die Eizelle erwiesen ist. Wurden die Spermatozoen vorher durch Radiumbehandlung entwicklungsunfähig gemacht (O. HERTWIG 1912), so erkrankten die Eier nicht, während sie ohne das eine abnorme Ontogenese zeigten. Dabei präcisiert G. HERTWIG (1921b) das Geschehen noch genauer dahin, daß „der Kern auch in relativ fremdem Eiplasma sein Wachstum und seine Vermehrung ungestört ausführen kann, während das Plasmawachstum und die Plasmadifferenzierung . . . einen dem Plasma ganz adäquaten Kern“ erfordert. Doch können bei artfremden Kreuzungen zunächst noch anscheinend normale Kern- und Zellteilungen erfolgen. Sowie aber die Zellen den meristematischen Zustand verlassen, beginnt dann die „Unverträglichkeit“.

Eine Störung z. B., die sich in der Gewebebildung in sehr auffallendem Maße zu erkennen gibt, beschreiben neuerdings BABCOCK u. COLLINS (1920) für die Kreuzung *Crepis virens* × *tectorum*. Die Eltern differieren bezüglich der Zahl nur in einem Chromosom (vgl. oben S. 576). Aber trotzdem war die Unverträglichkeit eine große, die Gewebe des Bastardkeimlings „were in a chaotic condition where order and continuity should be expected. Patches of embryonic tissue were

[1]) Aus „inneren“ Gründen kann daneben Sterilität eintreten, wo sonst die Correlationen gestört sind. Vielfach lesen wir, daß Bastardeinfluß allein kaum als Erklärung heranzuziehen ist (z. B. TISCHLER 1908, GAGNEPAIN 1913, A. ERNST 1918, BECKER 1920, STOUT 1920, BLAKESLEE 1921b). Man denke ferner an die Correlationsverschiebungen bei der „Castration parasitaire“ (MOLLIARD 1895 usw.) (vgl. auch oben S. 435).

[2]) Auf die Beziehungen zwischen Intersexualität und Impotenz infolge Bastardisierung weist STOUT (1920, S. 126) hin, wenn er schreibt: „Intersexuality differs from impotence in hybridity in that it exhibits a tendency to be one sided“. Das ist bei der anderen Kategorie nicht der Fall.

scattered irregularly among the vegetative cells, patches of tracheary cells were likewise found here and there in the meristematic tissue of the seedling. In fact, tracheary cells were in one section to and to be extending at right angles to the long axis of the seedling. Groups of vegetative cells were separated by streaks of disorganized and disintegrating tissue. Some of the vegetative cells were abnormally large".

Von solchen frühzeitigen (WINGE 1917, S. 110; s. a. BAUR 1919, S. 248) haben wir alle nur denkbaren Übergänge zu erst sehr spät auftretenden Störungen, ist doch oft genug „luxuriierendes Wachstum" gerade für alle somatischen Teile eines Bastards beschrieben worden[1]).

Die Tatsache nun, daß die Störungen häufig gerade zu Beginn der allotypen Mitosen einsetzen, haben wir in der Weise erklärt (TISCHLER 1915b, S. 253), daß dann erst die wechselnden haploiden Chromosomenkombinationen auftreten[2]). Ist der volle Satz eines Elters zum Ablauf der normalen Ontogenese nötig, so wird dieser Zufall sich nur ungemein selten einfinden, und der Bastard ist total steril. Wenn aber einige Chromosomen des einen Elters sich durch die des anderen ersetzen lassen, so wird in wechselndem Maße Fertilität zustande kommen. Der Mechanismus der Mitose kann noch ganz normal sein. Wo er daneben auch schon gestört ist, da werden die in die Augen fallenden Unregelmäßigkeiten leicht den Blick von dem prinzipiell Wichtigen ablenken[3]).

Frau HAASE-BESSELL (1921, S. 15ff.) führt neuerdings genauer aus, wie sie sich die Störung der enzymatischen Wirkungen denkt, die von den Chromosomen ausgehen. Sie citiert dazu CZAPEKS (1913) Ausspruch bezüglich der Enzyme überhaupt: „Sind mehrere Katalysatoren gleichzeitig anwesend, so können sich die Wirkungen einfach addieren, oder es tritt eine Wirkung ein, die auffallend größer oder kleiner ist, als die Summe der Einzelwirkungen." Diese auffallende Verringerung der Wirkung würde hier zunächst die Chromatinproduktion zu Beginn der Prophase beeinträchtigen und damit zwangsläufig die Störungen der Mitose, von denen wir oben (Kap. 7) eingehend handelten.

JESENKO (1913) hatte anläßlich seiner Resultate bei *Triticum* × *Secale*-Bastarden schon ähnliche Gedankengänge ausgeführt[4]). Er kam namentlich darauf, als er seine Hybriden in F_1 mit einem der Eltern

---

[1]) D. F. JONES (1918a b) führt jedoch aus, daß unter Umständen ein gleiches Wachstum einfach infolge des Zusammentretens besonderer Gene anzunehmen ist. So kann eine Rasse AaBb üppiger sein als AAbb oder aaBB. Um welche Art des Luxuriierens es sich handelt, wird erst durch Fortführung der Zuchten kenntlich werden.

[2]) MORGAN (1919, S. 255) führt noch näher aus, wie manche „Lethalfaktoren" erst zur Wirkung kommen können, wenn durch die Tetraden-Teilung die „dominanten" Gene von den „recessiven" entfernt sind.

[3]) In diesem Zusammenhange wird die Frage interessant, ob bei Organismen, die mit Ausnahme der Zygote ihren ganzen Entwicklungsgang haploid zurücklegen, wie viele Algen und Pilze, das Vorhandensein eines ganzen Haploidsatzes von Chromosomen unumgänglich notwendig ist. Erinnern wir uns daran, daß bei den anscheinend sehr genauen Chromosomenzählungen, die VAN WISSELINGH (1898) bei *Spirogyra* vornahm, mehrmals nicht die Haploidzahl erreicht war. Trotzdem erfahren wir nichts von einem damit verbundenen pathologischen Verhalten der betreffenden Zellen. Die physiologische Ungleichheit der Chromosomen könnte bei niederen Organismen ja sich noch nicht eingestellt haben!

[4]) Man vgl. dazu auch W. T. SWINGLE (1913, S. 392), CLAUSEN u. GOODSPEED (1916), GOODSPEED u. CLAUSEN (1917), KIHARA (1921a) sowie RENNER (1921a, S. 619) u. a.

rückkreuzte. Die aus dieser Kreuzung hervorgehenden Nachkommen zeigten in Aussehen und Fruchtbarkeit untereinander große Differenzen. Der Autor berührt hingegen die Frage noch nicht, warum nun F_1 des Hybriden selbst noch so kräftig sein kann. Wir würden sagen, weil die beiden Chromosomensätze von *Secale* und *Triticum* sich gegenseitig innerhalb eines Kerns nicht stören, sondern in den wesentlichen äußeren Merkmalen eine Art Mittelstellung zwischen den Eltern hervorrufen.

Diese Beeinflussung der Chromosomensätze kann dabei auch zu einer Form der Sterilität führen, für die unsere obige Erklärung nicht ausreicht. Es können sich nämlich überhaupt keine Blüten mehr ausbilden. Das ist anscheinend zwar nicht gerade häufig, aber es kommt doch in einigen gut beglaubigten Fällen vor. Am bekanntesten ist wohl der Bastard *Berberis vulgaris* × *Mahonia aquifolium* = *Berberis Neuberti*. In der ganzen mir zur Verfügung stehenden Literatur ist die dauernde Blütenlosigkeit hervorgehoben. Und der von den „antagonistischen“ Chromosomen inaugurierte Stoffwechsel würde es also nicht mehr zulassen, daß sich Blüten bilden, trotzdem noch beide Chromosomensätze vorhanden sind[1]).

[1]) Es lag zunächst nahe, das Unterdrücken der „Blühreife“ hier in der Richtung zu suchen, in der G. KLEBS (1909) seine bekannte Erklärung gefunden hat, d. h. in der zu geringen Menge der reduzierenden Zucker im Verhältnis zu den N-haltigen Bestandteilen. Allein eine Analyse, die Herr Dr. A. GABRIEL-Hohenheim auf meine Bitte ausführte, für die ich auch an dieser Stelle ihm noch meinen besten Dank sagen möchte, zeigte das Irrige dieser Vorstellung.

Es wurden am 2. Oktober 1918 die Blätter frischer Sprosse analysiert, die ungefähr in gleichem Alter waren. Sie wurden zerkleinert, mit kaltem destilliertem Wasser übergossen, 24 Stunden unter öfterem einstündigem Umschütteln im „Rotierapparat für Thomasmehle“ ausgelaugt und filtriert.

Der so erhaltene „Saft“ enthielt in 100 ccm

	Trockensubstanz	Zucker	Gesamt-N.
bei *Berberis vulgaris* .	1,396 g	0,336 g (entspr. 0,134 g C)	0,011 g
bei *Mahonia aquifolium*	0,870 g	0,234 g (entspr. 0,094 g C)	0,0117 g
bei *Berberis Neuberti* .	1,028 g	0,206 g (entspr. 0,082 g C)	0,009 g

Da anzunehmen war, daß der Wassergehalt in den Blättern der drei Pflanzen ein verschiedener war, lassen sich die gefundenen Werte miteinander nur vergleichen, wenn wir sie auf Trockensubstanz des Saftes umrechnen. Es ergibt sich dann: In der Trockensubstanz des Saftes sind enthalten bei

	Zucker		Gesamt-N.
Berberis vulgaris .	24,07 %	(entspr. 9,63 % C)	0,79 %
Mahonia aquifolium	26,9 %	(„ 10,76 % C)	1,95 %
Berberis Neuberti .	20,04 %	(„ 8,02 % C)	0,88 %

Das ergäbe also:

für *Berberis vulgaris* . $\frac{C}{N} = \frac{9,63}{0,79} = 12,19$

für *Mahonia aquifolium* $\frac{C}{N} = \frac{10,76}{1,95} = 5,52$

für *Berberis Neuberti* . $\frac{C}{N} = \frac{8,02}{0,88} = 9,11$

Der Bastard steht also bezüglich der gesuchten Relation genau in der Mitte zwischen den Eltern, die dabei beide sehr reiche Blütenansätze für das nächste Jahr hatten. Der Quotient $\frac{C}{N}$ (im Sinne von G. KLEBS) kann hier also nicht schuld an dem normalen Unterdrücktwerden der Blüten sein.

Eine gegenseitige Störung dieser beiden Serien von Chromosomen, z. B. in der Mitose, ist, soweit ich aus Präparaten von Wurzelspitzen sah, nicht vorhanden. Die Anordnung in die Kernspindel wie der Transport nach den Polen war vielmehr wie bei den guten Arten. Auch bezüglich der Größe und Form der Chromosomen habe ich bisher noch keine Differenzierung wahrgenommen (TISCHLER 1921). Doch will ich die Frage weiter im Auge behalten.

In anderen Fällen werden nur die Blüten eines Geschlechts nicht mehr angelegt. Das beobachtete ich z. B. an der afrikanischen Bananenrasse „*Kipanji*“ (TISCHLER 1912). Wo die ♂ Blüten zu erwarten waren, sah ich nur einen Schopf von Deckblättern. Es folgten nach abwärts einige Zwitterblüten mit rudimentären Staubblättern und fehlenden Samenanlagen, endlich scheinbar normale ♀ Blüten. —

Die freie Kombination der Chromosomen und ihrer Gene war die Voraussetzung für die ungeheure Typen-Verschiedenheit, die in der F_2-Generation eines polyhybriden Bastards auftreten muß. Wenn nun aus irgendeinem Grunde die gegenseitige Anziehung der verschiedenelterlichen homologen Chromosomen nachlassen würde, wie wir das nach manchen Bastardisierungen sahen (s. oben S. 445), und dafür ein stärkeres „Zusammenhalten“ der Chromosomen einer Serie sich bemerkbar machte, so würden wir nach der Dyadenteilung Zellen mit bestimmten „Komplexen“ haben, die annähernd jenen entsprächen, welche s. Z. bei der Erzeugung des Bastards beteiligt waren. Diese Möglichkeit zum ersten Male eingehend diskutiert zu haben, ist das Verdienst von RENNER (1917, 1918). Er suchte nämlich bei den einzelnen Species der Gattung *Oenothera* nachzuweisen, daß sie aus zwei ziemlich getrennt bleibenden „Komplexen“ oder „Genomen“ (H. WINKLER 1920) beständen, die für die Haploid-Phase selbst „geschlechtsbegrenzt“ auftreten könnten. So wurde eine sehr plausible Erklärung für die von DE VRIES (1913) hier nachgewiesene „Heterogamie“ gegeben. Hatte dieser Autor doch gefunden, daß bei verschiedenen *Oenothera*-Kreuzungen die Pollenkörner ein anderes „Bild“ als die Eizellen vererben müssen, d. h. also, genotypisch anders zusammengesetzt sind.

Wir haben oben (S. 665) schon gehört, daß die Kerne, welche solche getrennten Komplexe enthalten, unter Umständen benutzt werden können, um den Einfluß des cytoplasmatischen „Milieus“ auf die Entwicklung des Keimes sicherzustellen. Jetzt interessiert uns in erster Linie die Frage, ob die Aufspaltung der Chromosomenkomplexe „rein“ ist oder ob gelegentlich einige Chromosomen doch zu dem „falschen“ Komplex hingezogen werden. LOTSY (1917) glaubt an eine recht scharfe Sonderung, er hat sogar das Wort „Kernchimäre“ eingeführt, um damit dies Faktum scharf zu betonen. RENNER (1917) hat aber ausdrücklich angegeben, er kenne keinen einzigen Fall, in dem die F_1-Keimzellen den P-Gameten auch nur annähernd genau entsprächen (s. noch besonders RENNER 1918, S. 665, 1919c). Und LEHMANN (1920a, 1922) sucht überhaupt nachzuweisen, daß der Jenenser Autor die ursprüngliche Vorstellung von der Komplexnatur in seinen folgenden Publikationen immer weiter einschränkt. Wir haben an dieser Stelle das nicht weiter zu verfolgen, also auch nicht zu untersuchen, ob es sich wirklich nur noch um einen „strategischen Rückzug von seiner Komplextheorie“ handelt. Aber sicher ist, daß RENNER es jetzt für

möglich hält (1921 b, S. 664), daß die Charaktere, welche die „Komplexe" ausmachen (z. B. *gaudens-velans*), auch schon in einzelnen Chromosomen liegen könnten und damit ein Beispiel für nahezu absolut gekoppelte Gene abgäben. Darum bleibt doch auch ebenso der ursprüngliche Gedanke RENNERS möglich, zumal wir durch SEILER und HANIEL (1921) neuerdings erfahren haben, wie bei gewissen Schmetterlingen (*Lymantria*) zwischen besonderen getrennten Chromosomen eine feste Verbindung hergestellt werden kann, die bei den beiden Geschlechtern sogar in verschiedenen Zeitpunkten der Ontogenese aufgehoben wird, so daß das eine im Sinne einer Complextheorie, das andere im Sinne freier MENDEL-Combination die Gene sich anordnen läßt (vgl. dazu auch GATES 1920).

Wir wollen aber weiter die „Komplexheterozygoten" als ein schönes Beispiel dafür benutzen, daß ursprüngliche Chromosomen-Kombinationen, wie sie bei den hypothetischen Eltern der fraglichen Oenotheren vorhanden gewesen sein müssen, durch einen bestimmten Vorgang die Fähigkeit verlieren können, „homozygot" weiter zu leben. Denn so oft bei *Oenothera biennis*, *Lamarckiana*, *muricata* usw. die alten „Komplexe" annähernd so zusammentreten — und das ist in etwa 50 % der Zygoten der Fall — immer sterben die Embryonen ab. DE VRIES (1917, 1918a) drückt sich so aus, daß er sagt, durch Mutation sei in beiden „Komplexen" irgend ein „lethaler" Faktor aufgetreten[1]), und zwar irgend ein Gen, das bei Vorhandensein in „doppelter Dosis" ein frühes Absterben bedingt. Bei einfacher Dosis, also im heterozygoten Zustand, bleibt dagegen der Organismus lebensfähig. Die lethalen Gene der beiden Komplexe zusammengebracht vermögen aber nicht ihre Wirkung zu ersetzen. Von sehr großem Interesse ist es nun, daß DE VRIES (1919) neuerdings glaubt, daß auch rückläufige Idiokinesen auftreten und die beiden lethalen Gene wieder verschwinden können. Er beschreibt so zwei Typen, die er *O. simplex* und *blandina* nennt, welche RENNERS Komplexen „*gaudens*" und „*velans*" rein entsprechen würden[2]). Es müßte also durch Kreuzung von *O. simplex* und *blandina* typische *Lamarckiana* entstehen (s. auch LEHMANN 1921a, S. 244/248).

Die Annahme von DE VRIES, daß ein Auftreten und Wiederverschwinden von lethalen Faktoren bei *Oenothera* anzunehmen sei, gründet sich auf Erfahrungen, welche die MORGANsche Schule bei *Drosophila* gemacht hat. MULLER (1917, 1918) beschreibt hier nämlich einen Fall, bei dem ganz analog bestimmte Homozygoten-Combinationen nicht lebensfähig bleiben, weil sie mit einem lethalen Faktor in beiden entsprechenden Chromosomen „belastet" sind. Nun kann hier aber durch „Crossing-over" der lethale Faktor entfernt werden, und es war daher möglich, genau die Stelle zu bestimmen, an dem sein „Gen" lokalisiert ist (MORGAN 1918).

So wie *Oenothera* verhalten sich, nach den Literaturangaben zu urteilen, vielleicht auch andere Gattungen. Wir werden ähnliches nämlich überall da erwarten dürfen, wo nach Kreuzungen in relativ kurzer Zeit „Formenconstanz" beschrieben wurde. Denn das bedeutet

---

[1]) Ein solch lethaler Faktor ist hier z. B. der „Rotnerven-Faktor" (RENNER 1921 d).

[2]) DE VRIES verwahrt sich jedoch ausdrücklich dagegen, daß die neuen homozygoten Formen „in allen Einzelheiten" mit den beiden Komplexen idioplasmatisch übereinstimmen.

ja nichts anderes, als daß die Combinationsmöglichkeiten der Chromosomen aufs äußerste unterdrückt sind, resp. daß sie im Extrem in Komplexen zusammenbleiben. Dann nur kann trotz Verschiedenheit der Eltern in vielen Genen eine Art MENDEL-Spaltung, im ursprünglichen Sinne genommen, resultieren. Und wenn darauf die „rein einelterlich" abgespaltenen P-Komplexe „lethal" wären, würde der Bastard in scheinbar rein sich vererbender Form übrig bleiben. Die Ergebnisse ROSENS (1910, 1911) bei *Erophila*, LIDFORS' (Rés. 1914) bei *Rubus*, LEHMANNS (1914) bei *Veronica*, DRUDES (1917) bei *Cucurbita*, GOODSPEED und CLAUSENS (1917) bei *Nicotiana* müssen jedenfalls in diesem neuen Zusammenhange geprüft werden[1]. Ebenso mögen GOETHARTS (mitgeteilt von LOTSY 1917, S. 350) Kreuzungen zwischen *Scrophularia*-Species hierher gehören. BAUR (1919, S. 244) warnt aber mit Recht davor, alles nach einem Schema erklären zu wollen[2]. In erster Linie aufklärungsbedürftig ist jedenfalls das Zustandekommen der „Lethal-Faktoren".

Und noch gar keine rechte Vorstellung haben wir vor allem von der Entstehung „neuer Faktoren", die die Art „progressiv" weiter zu entwickeln fällig sind. Gerade die oft genannte Hypothese GOLDSCHMIDTS, nach der schon Produktion von größerer oder geringerer Menge einer Gensubstanz durch eine „Idiokinese" hervorgerufen sein könnte, ist vielleicht berufen, ein erstes wirkliches Verständnis in dieser Richtung anzubahnen. Es würde zunächst ja nahe liegen, besonders bei veränderten Außenbedingungen solche Schwankungen entstehen zu sehen. Und wenn die einzelnen Individuen dazu in verschiedener Weise befähigt wären, könnte Selektion zu einer Steigerung in bestimmter progressiver Richtung führen. Es wäre von hier aus selbst möglich, die Bildung bestimmter „erblicher" geographischer Rassen zu verstehen, die ihre neuen Merkmale kaum „ökologisch deutbar" erscheinen lassen[3].

Weil nun mit verschiedenen Mengen eines und desselben Enzyms verschiedene Reaktionsgeschwindigkeiten verbunden sein müssen, konnte GOLDSCHMIDT (1920a, S. 124) den Satz aussprechen: „Das Massengesetz

[1]) Dagegen habe ich zu den Angaben BLARINGHEMS (1920) über sofortige Constanz von Bastarden bei Kreuzung von *Geum urbanum* und *rivale* bis auf weiteres noch kein großes Vertrauen.

[2]) Man denke auch an die Erklärungsversuche LEHMANNS (1914, S. 163ff., 1920b, S. 279) über „schwere Entmischbarkeit" der Idioplasmen nach Zusammentreten zweier sehr verschiedener Komplexe (vgl. aber dazu RENNER 1920, S. 271).

[3]) Im übrigen vergleiche man auch den Versuch von COULTER (1918), gewisse Vorkommnisse anscheinender „Orthogenesis" im Pflanzenreich durch fortgesetzte Einwirkung der Außenbedingungen in bestimmter Richtung aufzuklären. Auf schöne Beispiele aus der zoologischen Literatur machte mich mein Bruder FR. TISCHLER aufmerksam. Es haben nämlich nicht nur bei *Mus arvalis*, sondern auch ganz parallel bei einigen mitteleuropäischen Vögeln wie *Parus salicarius*, *Parus meridionalis* und *Sitta caesia* alle ostdeutschen Tiere graue, alle mitteldeutschen bräunliche, alle westdeutschen braunrötliche Haar- resp. Federfarbe erhalten. Hier hat das „Klima" erblich constante ökologisch bedeutungslose Rassen hervorgerufen. Ähnlich weist GATES (1917) darauf hin, daß bei manchen *Otus*-Arten in gewissen Gegenden bestimmte „Mutationen" sich häufen, durch die allmählich die verwandten verdrängt werden. So können dann neue Farbenrassen zustande kommen. Vgl. zum Orthogenesis-Problem auch die Ausführungen bei MORGAN 1919, S. 266ff.; s. a. BAVINK 1921, S. 343ff.: „Die „Vererbungsgrundlage" bildet ein System von einer solchen „labilen" Beschaffenheit, daß es einer einmal eingetretenen Veränderungsrichtung weiterfolgt, so lange bis ein neuer Gleichgewichtszustand (mit den evtl. veränderten Außenweltsbedingungen) erreicht ist oder die Art zum Aussterben gezwungen wird."

der Reaktionsgeschwindigkeiten ist eines der Grundgesetze der Evolution" (vgl. auch die Diskussion RENNER 1920, LEHMANN 1920b). Und wir meinen, daß die Rassen einer und derselben Art, die in ihren Chromosomengrößen differieren, vielleicht berufen sein werden, eine erste Etappe in der Artentwicklung sicherzustellen. Wir sagten dabei von unseren *Phragmites*-Riesen (s. oben S. 636. TISCHLER 1918d), daß sie mit Individuen verglichen werden könnten, die unter luxuriierenden Wachstumsbedingungen ständen. Ganz ähnlich vermochte GOLDSCHMIDT durch Versetzung unter besondere Temperaturen die Reaktionsgeschwindigkeiten so zu beschleunigen, wie es der „innere" Faktor der Enzymmenge tut. „Die phaenotypische Identität wird dadurch hervorgerufen, daß das Temperaturexperiment in ähnlicher oder gleicher Weise die Geschwindigkeit entscheidender Reaktionen beeinflußt, wie es die genetische Konstitution von Erbrassen tut."

Damit würden wir allerdings der fluktuierenden Variation für das Artbildungsproblem wieder etwas mehr Geltung zu verschaffen suchen, als es zur Zeit für erlaubt gilt. Denn das Mehr oder Weniger an „Gensubstanzen", das von einem Individuum unter bestimmten Bedingungen produziert wird, wäre letzthin das Entscheidende und würde unter den Terminus (im ursprünglichen Sinne wenigstens) fallen. Schon WEISMANN (1913 II, S. 283) hat übrigens trotz der Alleinherrschaft des starrsten Mendelismus auf eine ähnliche Bedeutung der „fluktuierenden Variationen" für das Evolutionsproblem hingewiesen.

Der oben (S. 647) erwähnten Hypothese von W. T. SWINGLE (1913) liegt wohl gleichfalls ein verwandtes Raisonnement zugrunde. Der Autor hatte bei *Citrus*-Hybriden eine ungewöhnlich große Variabilität in F_1 gesehen und möchte zur Erklärung dieser Tatsache nicht eine Heterozygotie der Eltern, sondern eine verschiedene „Beeinflussung" der Chromosomen infolge besserer oder schlechterer „Ernährung" heranziehen. In unsere Sprache übersetzt, würde das also bedeuten, daß die Gen-(Enzym-)Produktion dabei gefördert oder gehemmt sein kann. SWINGLE wollte in erster Linie die Stellungsverhältnisse der Chromosomen maßgebend sein lassen: die jeweilig peripher im Kerne liegenden sollten in ihrer Ausbildung gefördert sein und einen stärkeren Einfluß ausüben als die central gelagerten. Er hat selbst den Ausdruck „Zygotaxis" für die relative Stellung der Chromosomen in den Gametenkernen geprägt. Uns scheint diese Hypothese noch sehr luftig. Aber die Tatsache einer verschiedenstarken Dominanz bestimmter Charaktere in F_1 bei Homozygotie der Eltern könnte kaum anders als durch jeweilige Produktion verschiedener Mengen der betreffenden Gene erklärt werden.

Manche Erfahrungen GARDS (1911) an Cistus-Hybriden könnten ferner so gedeutet werden, und auch JENNINGS (1917) betont die Notwendigkeit der Ausprägung eines „Faktors" „in a great number of grades". Diese „multiplying modifying factors" würden dann nach Kreuzung das Material für die Auslese im DARWINschen Sinne abgeben. Wenn aber RABAUD (1917), offenbar zu Gedankengängen geführt, die sich in ähnlicher Richtung bewegen, am liebsten die ganze Faktoren-Theorie ableugnen möchte, so bedeutet das eine so ungerechtfertigte Übertreibung, daß man darüber kein Wort zu verlieren braucht.

Man sieht, die mehr „physiologische" Betrachtung der Gene „est en marche". Vielleicht ist sie berufen, den Kernpunkt der ganzen

Evolution, die Frage der Erblichkeit der „neuen" Faktoren, uns einmal verständlicher zu machen. Führt die Mehrproduktion von Gen dabei zu einer Vergrößerung des betreffenden Chromosoms, so könnte, ähnlich wie bei „Dauermodifikationen" die neue Form erhalten bleiben und nun bei Zusammentreten mit einem gleichen Chromosom im Geschlechtsakt die „neue" Elementarart begründen. Damit käme auch die Kritik zu Recht, die LENZ (1921, S. 171) an der GOLDSCHMIDTschen Lehre übt, wenn er sagt, GOLDSCHMIDT hätte zu wenig das morphologische Moment betont.

Ich verkenne durchaus nicht, daß wir letztenfalls damit „neolamarckistischen" Gedankengängen uns nähern, die wir sonst so scharf perhorrescieren. Der Grund, warum ich hier, und nur an dieser Stelle, sie evtl. für erlaubt halte ist der, daß die Chromosomen mit das einzige sind, was im Befruchtungsakt von beiden Eltern „übertragen" wird, ohne daß die Individualität verloren geht. Haben die Individuen eine andere Form oder einen anderen Inhalt „erworben", so muß dieser auch in die Zygote hinübergelangen.

Ich bin mir wohl bewußt, daß wir mit unseren letzten Ausführungen von unserer sonst in diesem Buche geübten vorsichtigen Zurückhaltung abgewichen sind und mehr „spekuliert" haben, als es vielleicht zulässig ist. Aber es widerstrebt uns, den Abschnitt, in dem wir den gegenwärtigen Stand der jungen Wissenschaft der Chromosomenforschung schildern, mit dem resignierten Satz schließen zu sollen, „daß wir nichts wissen können". Die Konsequenzen, zu denen HERIBERT-NILSSON (1918, S. 142) im Anschluß an seine *Salix*-Studien kommt, daß jede Entwicklung mit einem Verlust von Genen verbunden ist, sind doch so ungeheuerlich, daß wir einfach irgendwie über sie hinaus müssen. Andererseits sehen wir in der Tat, daß qualitative Idiokinesen meist, wenn nicht immer, den Eindruck von Defektmutationen machen und selbst wo das vielleicht nicht der Fall sein sollte (BAUR 1919, S. 293), phylogenetisch betrachtet, auf „Abwege" der Stammesentwicklung zu führen scheinen. Eine „Idioauxesis" in unserem Sinne scheint mir noch am besten die Grundlage für jene sterischen Verschiebungen darzustellen, die auch qualitativ neues ergeben und doch berufen sind, eine „Höher-Entwicklung" des Organismenreiches zu gewährleisten!

10. Degeneration und Resorption des Zellkerns

Inhalt: Allgemeines über Kern-Degeneration. Karyorhexis. Pyknose. Chromato- resp. Karyolyse. Karyocholose. Zugrundegehen einzelner Kerne einer Zelle im Gegensatz zu anderen.

Wir haben bisher den Zellkern und seine Bestandteile in seinen verschiedenfältigen Lebensäußerungen verfolgt, es bleibt uns noch übrig, ihn auch bei seinem Absterben zu untersuchen. Zahlreiche Bilder von Kernen in Zellen, die dem Tode geweiht oder auch bereits abgestorben sind, lassen sehr charakteristische Änderungen der Kernform oder des Kerninhalts zutagetreten, aus denen man principiell verschiedene Formen der Degeneration erschließen kann. Einige Versuche bei Behandlung der Zellen mit bestimmten Giften ließen zudem unter dem Mikroskop direkt den schrittweisen Verlauf des Todes klar hervortreten. Schon MIGULA (1888, S. 33) hatte z. B. festgestellt, daß bei *Spirogyra orbicularis*

ganz schwache (0,004 %) Oxalsäurelösung eine so starke Schwellung hervorrufen kann, daß der Nucleus bis auf das Sechsfache der ursprünglichen Größe gelangt.

Andererseits sah LOEW (1892, 1905, 1906b) bei Zuführung von 0,5%iger Lösung von Kaliumoxalat, Fluornatrium und K_2CO_3, daß der Kern eine plötzliche sehr starke seitliche Contraction erfahren kann. Auch 1913 und 1916 kommt er noch einmal auf diese Erscheinung zu sprechen. Er weist darauf hin, daß gerade kalkfällende Salze (wie pyro- und metaphosphorsaures Natrium) diese Zusammenpressung hervorrufen und glaubt, daß dem Kern dabei die Ca-Ionen entzogen würden.

Mag das richtig sein oder nicht, die Abwechselung in der Todesform zwischen starker Quellung und starker Schrumpfung kennen wir auch sonst. So beobachtete KLEMM (1895), daß der Kern in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* gegen elektrische Schläge besonders empfindlich ist. In einer Zeit, in der man im Cytoplasma noch keinerlei Veränderungen sah, quoll der Nucleus bereits auf das $1^1/_2$fache seines Volums an. Plötzlich fiel er aber zusammen und seine äußere Contour wurde unregelmäßig. Die Turgescenz wurde also „plötzlich" beseitigt, das karyoplasmatische Gefüge zertrümmert. Noch stärker als bei Reizung auf elektrischem Wege vermochte KLEMM durch Alkalien den Kern zu verändern. Dabei ging das mehr oder weniger „körnige", durch die feine Verteilung des Karyotins im Kernsaft bedingte Aussehen des Nucleus in ein „glasiges" über. Es muß also zugleich mit der Quellung eine Entmischung mit irreversibler Gelbildung stattgefunden haben. Starke Quellung ist auch zunächst bei dem Eindringen von Parasiten in die Kerne vorhanden, wobei sie schließlich ganz aufgezehrt werden (DANGEARD 1896a, 1902b, 1910a; vgl. S. 146/147). Und unter Umständen sehen wir selbst die Kerne „platzen", wie in manchen Pilzgallen (V. GUTTENBERG 1905). Ähnliches kann ferner nach Narkose erfolgen.

Wasserentziehende Mittel vermögen dagegen eine „vakuolige" Degeneration hervorzurufen (NĚMEC 1899b, 1900; vgl. auch die Zusammenstellung bei KÜSTER (1906c, S. 402, 1916). Und gleichzeitig mit der hier vor sich gehenden „vitalen" Entmischung können sogar so grobe Veränderungen sich abspielen, daß die Nucleolen aus dem Kern ausgestoßen werden (s. oben S. 75).

Solch ein Wasserentzug wird normal z. B. beim Frosttode einsetzen, und demzufolge haben schon MATRUCHOT und MOLLIARD (1900a, 1901, 1902a) ebenso wie bei der Plasmolyse und beim Welken hier ein gleiches Vakuoligwerden des Nucleolus beobachtet.

Bisher haben wir jedoch noch niemals die feineren Bilder beschrieben, die im Kerninneren sich während dieser Quellungen, Contractionen und Vakuolisationen abspielen. Eine systematische Einteilung der Todesursachen werden wir aber erst versuchen können, wenn wir genauer wissen, wie die speciell für den Kern charakteristischen Nucleoproteide und die Karyolymphe sich hierbei verändern.

Von zoologischer Seite ist der Versuch gemacht worden (s. das Résumé bei P. ERNST 1915, S. 331, 374ff., 378ff.), besondere Namen für die Formen der „Kernerkrankung" zu schaffen. BONNET (1912b, S. 675ff.) hat diese Terminologie auch bereits planmäßig bei dem Studium der Veränderungen der Tapetenzellnuclei verwertet. Eigentlich hat sich da nun herausgestellt, daß zuviel Übergänge vorhanden sind, so daß

wir noch kaum eine brauchbare Klassifikation haben. Trotzdem wollen auch wir sie angeben, da wir Brauchbareres im gegenwärtigen Moment nicht an ihre Stelle setzen können. Um hier zu „reformieren", müßte man erst ein besseres Verständnis der colloidchemischen Vorgänge haben, die sich während der Kernerkrankung und des Kerntodes abspielen.

Die Karyorhexis (P. ERNST 1915, s. a. E. KLEBS 1887) bedeutet zunächst einen „Kernzerfall in Chromatinbröckel". Man sieht hier das chromatische Material sich in Kügelchen von sehr verschiedenen Dimensionen ansammeln, welche sich in immer kleinere zerteilen. Vielleicht dürfen wir diese Erscheinung unter die von den Colloidchemikern „Hysteresis" benannte Ausflockung subsumieren (s. z. B. A. v. TSCHERMAK

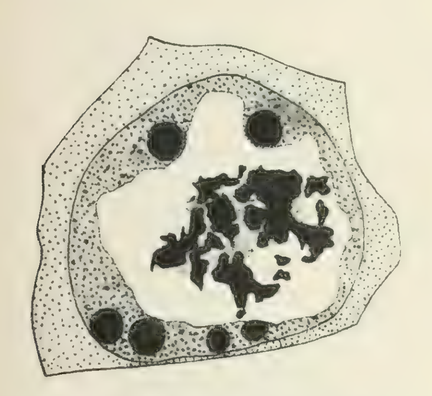


Fig. 389. *Atropa belladonna.* Karyorhexis eines Tapetenzellkernes. Vergr. 1225. (Nach BONNET.)

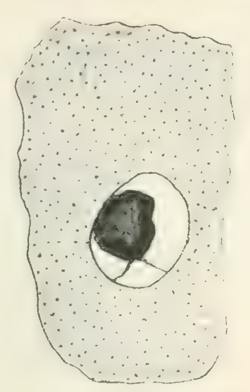


Fig. 390. *Hyoscyamus albus.* Pyknose eines Tapetenzellkerns. Vergr. 1225. (Nach BONNET.)

1916, S. 96, LUNDEGÅRDH 1921/22, S. 192). Die Einzelpartikel treten schließlich durch die „zerreißende" Kernmembran ins Cytoplasma und werden hier völlig abgebaut.

Besonders gute Beispiele beschrieben schon E. SCHMIDT (1882) und ZANDER (1896, S. 15) für das Zugrundegehen der Kerne in alten Milchsaftgefäßen. Ferner seien auch die Veränderungen vieler Antipodennuclei von HEGELMAIER (1885, S. 79) bis HUSS (1906) und die mancher Tapetenzellkerne hier rubriciert (vgl. z. B. ROSENBERG 1899, BEER 1905, TISCHLER 1906a, BONNET 1912b usw.; s. Fig. 389). Die Beschreibungen, die PARATORE (1899) für die Kerne in den Bakteroidengallen der Leguminosen sowie die, welche BECKER (1920) für die im Nucellusgewebe von *Prunus Pissartii* gibt, mögen gleichfalls die weite Verbreitung der Karyorhexis in den mannigfachsten Geweben dokumentieren.

Von der Karyorhexis in typischen Fällen gut geschieden, in anderen aber auch durch Übergänge mit ihr verbunden ist die Pyknose.

Hier ist das sehr charakteristische Bild durch eine starke Contraction des Netzwerks bedingt (Fig. 390, 391). Dadurch wird oft jeder Connex des Gerüstwerks mit der Kernwand gelöst. Im Innern des Nucleus sehen wir dann eine homogene Masse, die von basischen Farbstoffen intensiv gefärbt wird, der Kern verliert bald seine Turgescenz und wird

merklich kleiner. Die chromatische Masse im Innern löst sich schließlich, ihre Färbbarkeit verändert sich zu einer „acidophilen", und ein allmählicher Durchtritt des Inhalts wie bei der Karyorhexis beschließt die selbständige Existenz des Nucleus. Überall, wo die Kerne als erste Anzeichen der Degeneration äußerlich betrachtet „Zacken" oder eine „Stechapfelform" (KÜSTER 1906c, S. 417) bekommen, haben wir die Pyknose ausgeprägt. Die Beispiele könnten wir häufen. Wir nennen als besonders charakteristisch die Degeneration der vegetativen Kerne im Pollenkorn (R. W. SMITH 1898, MURBECK 1902b, SHATTUCK 1905, STRASBURGER 1908b, S. 544, 1910c, S. 456, FRISENDAHL 1912, H. SCHNEIDER 1913a usw.). Des weiteren kommen die Fälle in Betracht, welche PIROTTA und LONGO (1909) für die Brakteen der Inflorescenz von Cynomorium beschreiben. Ferner gehören in diese Kategorie die Kernveränderungen, die WIRZ (1910) im Endosperm von *Sciaphila* sah, oder die, welche BONNET u. a. (1912b) in Tapetenzellen, wir selbst (TISCHLER 1915a, S. 69) in Periplasmodien, M. ISHIKAWA (1918) in Antipoden, STEWART (1919) u. a. in Schleimzellen wahrnahmen.



Fig. 391. *Trapa natans.* Antipodenkern in Pyknose. Vergr. 860. (Nach M. ISHIKAWA.)

Gleichfalls sind hier wohl auch die Contractionserscheinungen zu rubricieren, die die Wirtszellkerne unter dem Einfluß parasitischer Pilze erfahren (vgl. z. B. ROSEN 1893, SAPPIN-TROUFFY 1896, DANGEARD 1896, CAVARA 1896, DANGEARD und ARMAND 1897, W. MAGNUS 1900, SHIBATA 1902c, ERIKSSON u. TISCHLER 1904, ZACH 1910b, TISCHLER 1911 usw.; vgl. auch Fig. 60). Und um noch ein Beispiel aus der Mycologie zu geben, sei an die „kristalloidähnlich" werdenden Kerne in der Columella von *Rhizopus* erinnert, die D. B. SWINGLE (1903, S. 20) beschrieb.

Inwieweit aber die s. Zt. von BACCARINI (1895) bei einer Anzahl von Leguminosen (*Genista aetnensis, Sparthium junceum, Phaseolus coccineus*) beschriebenen „Kristalloide" aus degenerierenden Kernen entstehen, wie das der Autor glaubt (s. oben S. 90), erscheint mir sehr unsicher (vgl. aber BURGEFF 1920a für *Mucor*-Kerne). Zu trennen wären jedenfalls die Fälle davon, wo nach der Zerstörung Kristalle übrigbleiben, die schon vorher als gesonderte Einschlüsse im Nucleus lagen (BORZI 1894, BACCARINI 1895, 1896). Wir hätten dann ein ganz analoges Verhalten, wie bei dem Übrigbleiben der Carotinkristalle von *Daucus*, nachdem die Chromoplasten verschwunden sind. Aber selbst diese Erfahrungen sind nicht gesichert. A. ZIMMERAMNN (1896, S. 46) hat bei einer Nachprüfung sie jedenfalls nicht bestätigen können.

Übergänge zwischen Pyknose und Karyorhexis beschreibt z. B. BUSCALIONI (1892b) bei der Kerndegeneration im Suspensor von Phaseolus. Hier sammelt sich anfangs das Chromatin in Brocken resp. Tröpfchen unter der Kernmembran an, zieht sich aber bald nach dem Kernmittelpunkt zusammen und verklumpt hier so, daß die Nukleolen nicht mehr klar erkennbar werden. Eine deutliche vielfach gefaltete Kernmembran umhüllt diese „curiose formazioni" und ist mit ihnen durch dünne „Lininfäden" verbunden.

Wieder ein anderes Bild haben wir bei der Karyo- oder Chromatolyse. Hier löst sich die chromatische Substanz gleich zu Anfang im Kernsaft auf, wodurch der ganze Kern eine gleichmäßig homogene Tinktion zu erhalten pflegt. Immer weniger vermag sich bald der Nucleus mit basischen Farbstoffen zu tingieren, immer mehr macht sich eine Tingierbarkeit mit sauren Gemischen bemerkbar. Schließlich werden die Kerngrenzen unscharf, und es erfolgt restlose Vermischung von Karyo- und Cytoplasma. Wir kennen nun ganz bestimmte Gifte, die vor allem chromatinzerstörend wirken, so nach ACQUA (1913) das Urannitrat. Es ist möglich, daß sich dabei Verbindungen des Metalles mit dem Eiweiß bilden.

Aber auch wo ähnliche „Salzbildungen" nicht anzunehmen sind, ist die Chromatolyse ganz außerordentlich häufig. Insbesondere finden wir sie oft bei den Zellschädigungen, die von Parasiten ausgehen (z. B. S. NAWASCHIN 1899, TISCHLER 1901b, KRAMÁŘ 1901, v. GUTTENBERG 1905, 1909; s. oben S. 49). PARATORE (1899, S. 299) scheidet sogar dabei noch Chromato- und Karyolyse und bei dieser wieder die „esterna" von der „interna", je nachdem die Kernmembran zuletzt verschwindet oder bis zuletzt erhalten bleibt. Bei „interner" Karyolyse beobachtete er selbst „ringförmige" Kerne (s. auch oben S. 13). Es handelt sich wahrscheinlich um fortschreitende Phasen einer und derselben Art der Kernerkrankung.

Chromatolyse beruht jedenfalls auf der Tätigkeit besonderer Enzyme, die wir als „autolytische" bezeichnen können (OES 1908, 1910, s. a. S. 40, 48ff., 56). So würden die schädigenden Außenfaktoren dann vielleicht die Bildung dieser Stoffe anregen. Von Interesse sind da außer den schon genannten die Arbeiten von MATRUCHOT und MOLLIARD (1903), wonach bei ungenügender Sauerstoffversorgung (während „anaeroben" Lebens) das Chromatin in den Zellen des Fruchtfleisches von *Cucurbita* sich immer mehr lösen kann. Ferner sei KÖRNICKES (1905) Beobachtungen gedacht, wonach bei Einwirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen ähnliche Kern„erkrankungen" zustande kommen können (vgl. auch KÜSTER 1906c, S. 404).

Im normalen Verlauf der Dinge kann Chromatolyse als Alterserscheinung eintreten. Hierher gehören z. B. die Kerndegenerationen, die STRASBURGER (1882a, S. 51) in alternden Holzzellen von *Pinus silvestris* sowie in Gefäßen von *Bryonia* und *Impatiens* (S. 81) beschrieb. Näher verfolgten die gleiche Erscheinung ZACHARIAS (1895, S. 226) bei *Cucurbita*-Gefäßen, PIROTTA und BUSCALIONI (1898) in den Gefäßen von Dioscoreaceen, KÖRNICKE (1899) in den Tracheiden von *Viscum*, SERGUÉEFF (1907) in den „Wasserleitungszellen" („Hydrocyten") der Wurzeln von *Aponogeton* (interessant ist hier die starke Vergrößerung des Kernes kurz vor seinem Untergang), vor allem aber NĚMEC (1910c)

in den Tracheen von *Pisum* und den Siebröhren einiger Euphorbiaceen, von *Sagittaria* usw. (s. Fig. 392). Neuerdings studierte auch KIEHN (1917, S. 27) in dieser Hinsicht das Schicksal der Kerne in den Gefäßen der *Galtonia*-Wurzeln. Er bringt insbesondere Zahlenangaben, wie stark das Volumen der Kerne als ganzes abnehmen kann. Anfänglich betrugen (bei Cylinderform) die Kerndurchmesser 30 und 5, zum Schluß 32 und 3 μ. Im ersteren Fall wäre das Volum = $3{,}14 \cdot 2{,}5^2 \cdot 30$, im letzteren $3{,}14 \cdot 1{,}5^2 \cdot 32$, also 588,75 cb$\mu$ resp. 226,09 cbμ. Die Siebröhren wurden mit dem Alter sogar so chromatinarm, daß man den Kern überhaupt zu übersehen pflegte und sie für kernlos hielt (vgl. oben S. 146; s. hier auch die Literatur). Hier kann die „achromatische" Kernphase von dem wirklichen Kerntode somit sehr lange getrennt sein.

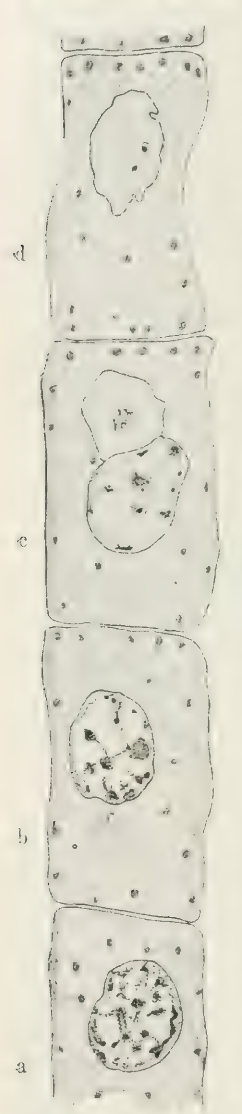


Fig. 392. *Sagittaria sagittaefolia.* Allmählich von a—d fortschreitende Degeneration der Kerne in den Siebröhrengliedern. (Nach NĚMEC.)

Ähnliche Chromatinabnahme, die bis zu einer völligen Chromatolyse führen kann, sah auch V. DERSCHAU (1900) in den Kernen der alternden Peristomzellen von einigen Laubmoosen, HANNIG (1911a) in manchen Periplasmodien, NANNETTI (1912) in degenerierenden Pollenkörnern, NAMIKAWA (1919) in den Kernen der sich auflösenden Zellen der Öffnungsnaht von Antheren, BECKER (1920) in Nucellus- und Integument-Kernen bei steril bleibenden Samenanlagen. Besonders seien noch manche alternden Endosperme genannt. Eingehender beschrieb das vor langen Jahren bereits BUSCALIONI (1898a, S. 277) für das transitorische Nährgewebe von *Vicia Faba*. Und nicht nur die Ruhekerne, sondern auch alle Phasen der Mitose können solch degenerative Veränderungen aufweisen. „I nuclei in mitosi e già abbastanza nettamente cromatolitici presentano i filamenti cromatici ai cromosomi ancora più o meno ben distinti; più tardi . . i cromosomi si cementano parzialmente fra loro e talora anche finiscono per formare una massa quasi omogenea" (S. 282). Prachtvolle Chromatolyse sah ich z. B. selbst (TISCHLER 1912) im reifen Endosperm von *Ficus Carica*. Die Kerne sahen hier dann wie große leere Blasen aus; die Kernmembranen waren dabei scharf erhalten und die Nukleolen unverändert. Neuerdings sah ich (TISCHLER 1921) das gleiche im Endosperm von *Corydalis lutea* (über die sonderbaren Formen der Endospermkerne vgl. auch oben S. 9).

Merkwürdig verhalten sich oft die schon „geschwächten" Endospermnuclei bei der Samenkeimung. Bereits TH. PETERS (1891) konnte hier zwei verschiedene Typen unterscheiden. Bei dem einen *(Ricinus, Helianthus, Cucurbita, Lupinus, Larix)* war eine starke Volumzunahme zu beobachten, die mit einer eigenartigen „Quellung" der „lebenden"

Colloide in Verbindung gebracht werden dürfte; bei dem anderen Typus *(Carex, Zea, Sparganium, Typha)* erfolgte nichts derartiges, wohl weil die Nuclei schon vorher abgestorben waren[1]). Von sonstigen enorm anschwellenden Kernen sei noch an die von *Lupinus polyphyllus* (HEGELMAIER 1880a, S. 131) und *Ceratophyllum submersum* (STRASBURGER 1902a, S. 507) erinnert. Ganz entsprechende Angaben haben wir für das Perisperm (s. KOEPPEN 1887 und TH. PETERS 1891 für *Phytolacca*, RACIBORSKI 1894 für die Nymphaeaceen).

Übergänge zwischen den beiden Typen von PETERS zeigen manche Gramineen. GUILLIERMOND (1908a, S. 175) sagt z. B. für die Kerne des *Triticum*-Endosperms: „Cette dégénerescence débute par un gonflement du noyau dont le contour perd peu à peu sa netteté.“

Daß alle Fälle von Chromatolyse, wie GRÄPER (1914) für tierische Zellen nachweisen will, nur unter dem Einfluß benachbarter lebender Zellen zustande kommen, ist für die Pflanzenzelle mehr als unwahrscheinlich. Haben wir doch bei „Autolyse“ in der Nuclease-Produktion (s. oben S. 56) Mittel kennen gelernt, die für die Möglichkeit von Selbstzerstörung der Kerne sprechen.



Fig. 393. *Glaucium flavum.* Zwei Antipoden mit Kernen auf dem Höhepunkt der „Reizung“. Die Nuclei zeigen die Struktur solcher in „lebhaft funktionierenden Zellen“. Vergr. 600. (Nach HUSS.)

Handelt es sich wirklich bei den bisher skizzierten Kernerkrankungen um typisch different verlaufende Degenerationen? Wir möchten es bezweifeln. Und da die näheren Studien zumeist an fixiertem Material vorgenommen sind, könnte es gut sein, daß wir oft nur „Augenblicksbilder“ als „charakteristische“ Symptome genommen haben, die auch bei anderen Erkrankungen der Kerne sich eingefunden hätten. Verfolgen wir z. B. die Beschreibungen, die ein so exakt arbeitender Forscher wie HUSS (1906) für die Kerndegenerationen in den Antipodenzellen der *Ranales* und *Rhoeadales* bringt. In Fig. 393 können wir noch kaum von einer „Krankheit“ sprechen. Wir sehen vielmehr die bekannte „sternförmige“ Ausbildung von Chromocentren, welche die Nuclei lebhaft funktionierender Zellen überhaupt charakterisieren (s. a. oben S. 70 und 132). Aber schon die Grenzen zum „Pathologischen“ sind nicht immer leicht zu erkennen, da infolge der hier vorhandenen Hypertrophie sich nicht leicht in jedem Einzelfall entscheiden lassen wird, ob das „optimale“ Funktionieren nicht unter dem Einfluß „zu starker“ Ernährung schon überschritten ist. Und bald sehen wir offensichtliche irreparable Schädigungen (Fig. 394). Aber das eine Mal wird die Kerncontour zu

[1]) Vgl. dazu auch die Angaben auf S. 9. Zuzusetzen wäre etwa noch die Abhandlung von BRENCHLEY (1909).

Anfang unregelmäßig, ein anderes Mal zieht sich das Chromatin von der Kernwand zurück, ein drittes Mal wird ausdrücklich angegeben, die Kernmembran würde aufgelöst oder gesprengt. Hier kann das Chromatin sich klumpig ausfällen, dort kann es unter Chromatolyse sich allmählich lösen usw. So werden wir hier erst von einer etwas „systematischer“ durchgeführten Analyse der Kerndegeneration natürlichere Klassifikationen erhoffen dürfen.

Last not least darf nicht vergessen werden, daß gerade hier die Fixierungsmittel, auch unsere als gut ausprobierten, uns zahlreiche Erscheinungen vorspiegeln, die erst im Augenblick der Fixierung entstehen. Gelöste Stoffe können z. B. sofort niedergeschlagen werden, auch wenn sie „eigentlich“ im Begriffe waren, aus dem Kern ins Cytoplasma zu diffundieren. Contractionen können verstärkt, Quellungen unterbrochen werden — oder das Umgekehrte tritt ein.

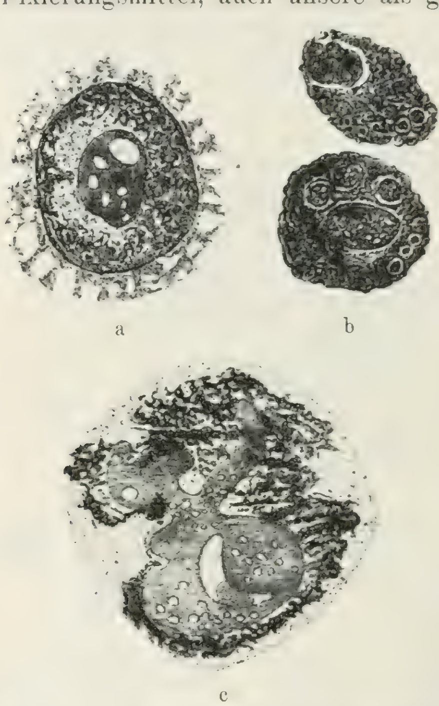


Fig. 394. a *Aquilegia Haenkeana*; b *Thalictrum aquilegifolium*; c *Fumaria officinalis*. Degenerierende Antipodenkerne. Vergr. 600. (Nach Huss.)

So hat Palm (1915) sicher recht, wenn er in Fig. 395 einen schon degenerierenden Kern sieht. Aber dürfte nicht die „Schrumpfung“ zum mindesten durch die Fixierungsmittel etwas „unterstrichen“ sein? Und müßte dementsprechend nicht die chromatische Ausfällung etwas stärker im Präparat als im Leben in Erscheinung treten?

Schon für die normale Struktur der Kerne haben wir in dieser Beziehung Schwierigkeiten zu überwinden. Für die degenerierenden Nuclei aber sind sie sicherlich noch verstärkt. Ich will speziell noch an die Kerne gewisser Tapetenzellen und den dort beschriebenen „Chromatinaustritt“ (s. oben S. 138) erinnern, an den wir früher selbst geglaubt haben, den wir jetzt jedoch auf Degeneration der Kerne und nachfolgende ungenügende Fixierung zurückführen.

Von allen den sonst noch beschriebenen Bildern „kranker“ Kerne möchte ich nur eine Gruppe noch hervorheben, da sie mir ein Moment zeigen, das einen ganz bestimmten Chemismus innerhalb des Nucleus zu erschließen erlaubt. Es handelt sich nämlich um jene, bei denen mit dem Geringerwerden der färbbaren Gerüstsubstanzen anscheinend eine enorme Vergrößerung der Nucleolarstoffe korrelativ verknüpft ist. Da wir das Recht zu haben glauben, in den Nucleolen Reservestoffe zu sehen (s. oben S. 83ff.), würden wir aus einer Anreicherung dieser unter den sonstigen hier zu beobachtenden Umständen auf eine

Lähmung oder Hemmung des gesamten Kernstoffwechsels schließen. BONNET (1912b, S. 676) weiß für diese „Dégénérescence par hypertrophie nucléolaire" nur zoologische Beispiele anzuführen. Ganz unzweifelhaft ist sie aber auch im Pflanzenreich ungemein verbreitet. ROSEN (1896, S. 246) beschrieb vor langen Jahren schon ein schönes hierher gehöriges Beispiel von den Rhaphidenzellen der *Hyacinthus*-Wurzeln. Und gleiches sah er auch in den alternden Gefäßzellen derselben Pflanze. Besonders instruktive Bilder derart habe ich auch öfter in Embryosäcken gesehen, die unbefruchtet blieben, wie z. B. bei

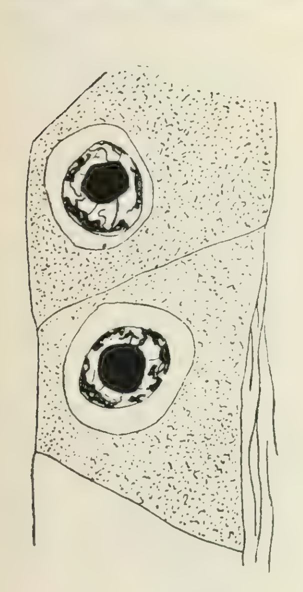


Fig. 395. *Dahlia coronata*. „Endothelzellen" während späterer Stadien der Embryobildung. Beginn der Kerndegeneration. (Nach PALM.)



Fig. 396. *Cytisus Adami*. Embryosack (zum Gewebe von *C. Laburnum* gehörig) mit degenerierenden Kernen. Riesige Nucleolen; Kerncontouren z. T. bereits unregelmäßig. Vergr. 700. (Nach TISCHLER.)

der für gewöhnlich sich nicht weiter entwickelnden bekannten Periklinalchimäre *Cytisus Adami* (TISCHLER 1903a). In Fig. 396 sieht man neben anderen Degenerationsanzeichen die unvergleichlich großen Nucleolen sowohl in den Kernen von Ei- und Antipodenapparat wie besonders in den Polkernen. Vielfach beobachtet man gleiche Massenzunahme der Nucleolarsubstanz auch bei sonst ausgesprochener Chromatolyse, so in manchen Gallen (vgl. oben S. 120ff.). Ich möchte vorschlagen, diese Kernerkrankung, da sie auf Lähmung des Stoffwechsels zu beruhen scheint, als Karyocholose[1]) zu bezeichnen. Die Nuclei können schließlich ganz farblos werden, und bei ungenügender Technik ist man versucht, die Nukleolen für die Kerne selbst zu nehmen und die übrigen Kernteile zum Cytoplasma zu rechnen. Die Grenzen zwischen diesem und dem Karyoplasma werden dabei ebenso

[1]) Von χωλοῦν = lähmen.

unscharf wie z. B. in den sonderbaren Fällen, in denen sich die ganzen Nuclei zu merkwürdigen die Zelle zerteilenden „Querplatten“ gestalten (*Exoascus*-Gallen nach v. GUTTENBERG 1905, *Podocarpus*-Knöllchen nach SPRATT 1912b[1]); s. oben S. 165).

All diese Kernveränderungen können sich abspielen, wenn das zugehörige Cytoplasma für unsere optischen Mittel noch „intakt“ aussieht. In anderen Fällen aber scheinen die etwaigen „autolytischen“ Enzyme des Kerns nicht in Funktion zu treten, und das Cytoplasma degeneriert weit früher. Als Beispiel für viele sei nur die Angabe von W. MAGNUS (1900) zitiert: „Wie großen Widerstand der Kern einer spontanen Auflösung entgegensetzt, konnte oft an faulenden Pflanzenteilen oder im Herbst an abgefallenen Blättern beobachtet werden, in denen der Kern oft lange Zeit die Degeneration des gesamten übrigen Plasmas überlebt.“ Eine kausale Einsicht in diese Verschiedenheit fehlt uns noch völlig.

Zum Schluß sei daran erinnert, daß wir sehr häufig in der Cytologie Fälle beschrieben haben, in denen bei Mehrkernigkeit nur eine Degeneration bestimmter Kerne in einer Zelle erfolgt, die uns zwar ökologisch verständlich erscheint, bei der wir aber nicht anzugeben vermögen, warum solche Differenzen unter den sonst ganz gleich aussehenden Nuclei auftreten. Hierher sind z. B. jene Fälle zu subsumieren, die wir oben (S. 370ff. u. Kap. 8) berührten. Es handelte sich da um die Eliminierung eines oder mehrerer Kerne aus bestimmten Zellen, die als Gameten auftraten. Und ebenso konnte der Zygotenkern nach der Reduktionsteilung sekundär einkernig werden (*Spirogyra*). Man pflegt zu sagen, daß der oder die überlebenden Kerne besser ernährt werden als die übrigen, umschreibt das Phänomen damit aber im Grunde nur, ohne zur wirklichen Aufklärung zu gelangen. Ganz besonders hervorheben möchte ich hierbei die Beobachtungen von SVEDELIUS (1908, 1914b c) bei der Tetradenteilung von *Martensia* und *Nitophyllum*, weil die Degeneration die Kerne hier in den allerverschiedensten Entwicklungsstadien trifft. Manche werden selbst in den Prophasen ihrer Teilung „krank“ und gehen zugrunde (vgl. dazu auch die Angaben bei Miß ARBER 1920; s. Nachtrag zu S. 245).

Dagegen haben wir viele Fälle, bei denen die Degeneration bestimmter Kerne schon durch ihre Stellung erklärlich scheint. „Homologa“ von Geschlechtskernen degenerieren z. B. auch, wenn der Bauchkanalkern der Archegoniaten im Gegensatz zum Eizellkern vorzeitig verschwindet. Wir hörten ja indes (S. 503), daß ausnahmsweise auch einmal der Bauchkanalkern befruchtet werden kann. Meist ist das deshalb bereits unmöglich, weil er selbst von vornherein in der Größe zurückbleibt. Doch haben wir zuweilen innerhalb ein und derselben Species alle Übergänge von gleichen zu verschieden großen (neuerdings s. z. B. bei BRYAN 1917, S. 12 für *Catharinaea angustata*).

[1]) Ob von der Karyocholose aus ein Verständnis der „sauern“ Kerne UNNAS (1913b) ermöglicht ist, vermag ich nicht zu übersehen. Diese sind erst für die tierische Zelle beschrieben. UNNA glaubt, daß die eigentümliche Färbung der „Grundsubstanz“ des Kerns auf einer Überschwemmung mit „nukleolären Globulinen“ beruht. Jedenfalls haben die Kerne ihre normale Funktionsfähigkeit verloren und zeigen damit ihren degenerativen Charakter an. Da aber nach UNNA u. FEIN (1921) die genannten Globuline im pflanzlichen Nukleolus nicht in Frage kommen sollen, wäre ja von vornherein eine nahe Analogie zu den tierischen Verhältnissen nicht zu erwarten.

Interessant sind auch jene Zellen, in denen sich die Kerne kurz vor der Degeneration sogar noch teilen können. JUEL (1900b, S. 655) weist z. B. darauf hin, daß das bei den drei zur Degeneration „bestimmten“ Pollentetradenkernen von *Carex* der Fall ist, so daß nun sechs Nuclei auf einmal absterben müssen.

Ganz analoges sieht man oft in mehrzelligen ♀ Archesporen, in denen mehr als eine Embryosack-Mutterzelle auszukeimen beginnt. Daraus folgt, daß die Zeit, in der die „Kernerkrankung“ verläuft, ungemein verschieden bemessen werden muß. Die meist beschriebene, weil mit besonders vielfach wechselnden Bildern Hand in Hand gehende, langsame Degeneration und Resorption der Nuclei ist so nur als Spezialfall zu betrachten.

II. Die Frage nach der Kernlosigkeit bestimmter Organismen.

Inhalt: Die Cyanophyceen-Zelle: Die Leugnung jeden Kernäquivalents; der „diffuse“ Kern als Chromidialapparat; Vergleiche der Zellbestandteile mit denen der übrigen Pflanzen. — Die Bakterien-Zelle: Die Leugnung jeden Kernäquivalents; chromidiale Strukturen; Annahme distincter „punktförmiger“ Nuclei. — Angaben über „chromidiale Strukturen“ bei Plasmodiophoralen und Chytridiaceen; desgl. bei Angehörigen anderer Pflanzenklassen. Phylogenie der Kerne.

In einem letzten Abschnitte unserer Karyologie sei noch auf die Frage eingegangen, ob denn sämtliche pflanzlichen Organismen phylogenetisch bereits so hoch stehen, daß es in ihren Zellen zu jener Sonderung in Karyo- und Cytoplasma gekommen ist, die wir für die große Mehrzahl jedenfalls festgestellt haben, und ob mit einer derartigen „Arbeitsteilung“ notwendigerweise auch die Ausbildung eines morphologisch distincten Zellkerns verbunden ist.

Zwei Klassen von Lebewesen sind es insbesondere, bei denen die Frage nach dem Vorhandensein von Zellkernen auch heute noch zur Diskussion steht, nämlich die Cyanophyceen und die Bakterien. Außerdem können evtl. noch einige weitere stammesgeschichtlich „tief“stehende Pflanzengruppen angeschlossen werden, für die wenigstens in bestimmten Phasen ihres Lebens besondere Kerne zu fehlen scheinen.

Gleich von vornherein sei betont, daß hier jedenfalls noch weniger als anderswo „das letzte Wort gesprochen“ ist. Zum Teil stehen sich die Anhänger der verschiedenen Schulen ziemlich schroff gegenüber. Wir selbst wollen uns nicht unterfangen, den Streit zu entscheiden, da uns persönliche Erfahrungen hier leider fehlen.

Beginnen wir mit den Cyanophyceen. Diese gleichen im Aussehen noch sehr gewissen Algen, ja zuweilen sind Verwechselungen bestimmter Species vorgekommen derart, daß man Cyanophyceen zu Chlorophyceen stellte und umgekehrt[1]). Auch sei in biologischer Hinsicht daran erinnert, daß im Flechten-Thallus die „Blau“- wie die „Grün“algen nebeneinander vom Pilzmycel als Symbionten benutzt werden. So würde man denn erwarten, auch in ihnen eine gleiche Organisationshöhe zu finden. Aber diese Erwartung hat sich nicht erfüllt.

[1]) Siehe z. B. die Angaben, die A. ZIMMERMANN (1896, S. 157) zusammenstellte. Speziell vgl. auch HANSGIRG (1885).

Von Forschern, welche die Cyanophyceen-Zelle als „kernlos" bezeichnen, nenne ich SCHMITZ[1]) (1880b), BORZI (1886), BORNET und FLAHAULT (1886), ZACHARIAS[1]) (1890, 1891, 1892, 1900, 1903, 1907), DEINEGA (1891), ALFRED FISCHER (1891, 1897, 1905), MARX (1892), PALLA (1893), CHODAT und MALINESCO (1893), CHODAT (1894, 1896), STOCKMAYER (1894), ZUKAL (1894a b[1]), 1896), NADSON (1895), MACALLUM (1896, 1899) und MASSART (1901). Vom modernen Standpunkt aus betrachtet sind die Angaben dieser Autoren nicht gleichwertig. Könnte man den älteren auch den Vorwurf machen, eine unzureichende Technik hätte eine klare Differenzierung der Zelle verschleiert, so kann das keinenfalls für einen so vorzüglichen Beobachter gelten, wie es ALFRED FISCHER war.

Man pflegt denjenigen Teil der Zelle, in dem der blaugrüne Farbstoff nicht lokalisiert ist, als „Centralkörper" zu bezeichnen. Hier könnte allein eine Art Analogon zu einem echten Kern gesucht werden. Schon PALLA (1893) erwähnt die Möglichkeit, daß er sich vielleicht zusammen mit dem echten Kern von einem „gemeinsamen Urorgan" ableiten lasse, zumal er sich mit den kern„spezifischen" Farben wie ein wirklicher Kern tingiere. Und auch ZACHARIAS (1890) folgerte bereits vor Jahren, daß der Centralkörper „Plastin" und „Nuclein" enthalten müsse. Letzteres freilich sollte nur unter bestimmten Kulturbedingungen auftreten. Indes hielt er doch damals noch (ZACHARIAS 1892) alle Homologisierungsversuche für verfrüht. Und ebenso weist er eine Anzahl Jahre später (1900) darauf hin, daß z. B. bei einer *Lyngbya* der Inhalt mit Kernfarbstoffen gar keine Tinktion annahm. Wo die Färbung, die auf Nucleingehalt schließen ließe, glückte, da färbten sich höchstens die Grundmassen, nicht etwa die gröberen Einschlüsse, die allenfalls den Nukleolen der echten Kerne zu vergleichen wären. Wieder einige Jahre später (1903, 1907) betont er dann, daß auch die inzwischen von anderer Seite hergestellten Beziehungen zwischen den „Körnern" und den Chromosomen ganz und gar aus der Luft gegriffen wären. Namentlich bei Anwendung von Methylenblau und nachfolgender Salzsäure könne der Unterschied festgestellt werden. Bei den Chromosomen schwinde dann die Farbe, bei den „Körnern" des Centralkörpers bleibe sie als tiefblauer Niederschlag erhalten. Jedenfalls wäre es „schädlich, vorhandene Differenzen im Interesse einer einheitlichen Auffassung unter einseitiger Betonung phylogenetischer Spekulationen zu verwischen". Feststehen tut aber für ZACHARIAS, daß die Grundsubstanzen des Centralkörpers sowie seine Einschlüsse eiweißartig sind, und Verdauungsversuche bestätigen es ihm auch.

Weit radikaler geht ALFRED FISCHER vor. Er mißt zunächst den Präparaten, die mit Pepsin-Salzsäure behandelt würden, gar kein Gewicht bei, da hier Kontraktionen des Gesamt-Inhalts aufträten, die leicht zu Täuschungen führen könnten. Und alles, was im Inneren des Centralkörpers in Form von gesonderten Körnern vorhanden sei, wäre überhaupt gar nicht eiweißhaltig, denn es würde von Trypsin nicht angegriffen, sondern bestehe aus Kohlehydraten („Anabaenin").

---

[1]) In älteren Abhandlungen wollten die Autoren noch distincte Kerne in der Zelle wahrnehmen (SCHMITZ 1879b, ZACHARIAS 1887a, ZUKAL 1892).

Durch Autolyse infolge des Auftretens eines bestimmten (Anabaenase genannten) Enzyms könne jedenfalls der Centralkörper ganz homogen werden, und dann zeige sich, daß absolut keine Ähnlichkeit mit einem Kern vorhanden sei. Nucleinsubstanzen mögen wohl auch darunter sein, aber sie hätten sich morphologisch noch in keiner Weise gesondert.

Die übrigen Leugner der Kernnatur des Centralkörpers übergehen wir für eine ausführliche Schilderung, umsomehr als seit vielen Jahren eine Reihe von Forschern sich bemühte, tatsächliche Nuclearsubstanzen nachzuweisen, und dabei all die entgegenstehenden Argumente nach Möglichkeit widerlegte.

Freilich müssen auch sie zugeben, daß den Nuclei hier gewisse Besonderheiten fehlen, die die Kerne sonst haben. Aber das wird als von sekundärer Bedeutung angesehen. Vor allem ist diesen Autoren von Wichtigkeit, daß man eine bestimmte Lokalisation von Nucleoproteiden (resp. nach fixiertem Material Nucleinen) feststellen könne, die selbst in ihrer Struktur bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit solchen in „anerkannten“ Kernen aufwiesen. Fehlen tue allerdings in der Tat eine distincte Kernmembran, aber das sei vielleicht nur darauf zurückzuführen, daß zu wenig Karyolymphe vorhanden sei (LAWSON 1903a).

Abgesehen von älteren Forschern wie SCHMITZ[1]) (1879b), ISTVÁNFFY (1881), WILLE (1883), ZACHARIAS[1]) (1887a), SCOTT (1888), P. ERNST (1889), ZUKAL[1]) (1892), DANGEARD (1892a)[2]) usw., deren Gründe wir heute nicht mehr für stichhaltig anerkennen können, waren es in erster Linie BÜTSCHLI (1890, 1896, 1898, 1902) und ebenso sein Schüler NADSON (1895), die den Centralkörper mit einem phylogenetisch tiefstehenden Kern homologisierten. In den „roten Körnern“, die dann später auch als „BÜTSCHLIsche Körner“ benannt wurden, sahen sie dem Chromatin an die Seite zu setzende Substanzen. Beide bemühten sich, diese von den gleichfalls vorhandenen und meist mit ihnen zusammengeworfenen Reservestoff-Körnern scharf zu trennen. Des weiteren wäre hier HIERONYMUS (1892b, 1893) zu nennen, welcher, ohne freilich schon diesen Terminus anzuwenden, den Cyanophyceen-Kern als einen „Chromidial-Kern“ charakterisierte, und ebenso beschrieb HEGLER (1895, 1901) tatsächlich gleiches. Das Wort „Chromidium“ wurde erst später von R. HERTWIG (1902a) geprägt, um gewisse „diffuse Stadien“ von Protistennuclei zu charakterisieren. Und die Idee des diffusen Kern auch für die Cyanophyceen wurde nun nicht mehr fallen gelassen. R. HERTWIG selbst (s. a. 1902a, 1907), BÜTSCHLI (1902, s. oben), KOHL (1903, 1905), LAWSON (1903a), WAGER (1904a, 1905), E. W. OLIVE (1905a), PHILLIPS (1904) und GUILLIERMOND (1905b, e, f, 1906a, 1907c) sind jene Autoren, die zunächst den Gedanken aufgriffen, hier eine Art „primitiven Kerns“ vom Chromidialtypus vor sich zu haben. Im einzelnen finden wir wieder viele Abweichungen bei den Beschreibungen. Wir haben Übergänge von solchen, welche die Differenzen zu den höheren Kernen am liebsten auf ein Minimum herabdrücken möchten und demzufolge bei der Teilung selbst Mitosen mit typischen Chromosomen sehen, zu

---

[1]) Später wurde diese Anschauung von den Autoren verlassen (vgl. S. 694).

[2]) DANGEARD sagt indes schon 1894a, daß, wenn überhaupt Cyanophyceenkerne existierten, „ses caractères sont différents de ceux des noyaux des Chlorophycées“.

solchen, die höchstens eine Form von „Promitose" zulassen wollen. Zudem werden die Angaben deshalb ungleichwertig, weil wohl nicht von allen die Einschlüsse des Centralkörpers richtig gewertet sind. Erst die Differenzfärbungen der letzten Jahre, wie sie zumal GUILLIERMOND ausbildete, lassen m. E. überhaupt jenen Grund für eine ernsthaftere Diskussion finden, die tiefer führt als zur Konstatierung von „Ähnlichkeiten" mit höheren Kernen.

a b c d

Fig. 397. *Phormidium favosum.* a, b Fadenzellen in Längsansicht, c, d desgl. im Querschnitt. Der Centralkörper läßt „chromosomenähnliche" Anordnung eines Teils seiner Substanzen erkennen. (Nach GUILLIERMOND.)

Es scheint mir infolgedessen auch müßig zu sein, die sicherlich als übertrieben mitoseähnlich aufgefaßten Bilder von HEGLER, KOHL, E. W. OLIVE und PHILLIPS, um nur diese fleißigen Untersucher zu nennen, hier zu analysieren[1]). Die Angaben, daß selbst Chromosomen auftreten, dürften alle überholt sein. Ebenso ist wohl nie im Cytoplasma jene primitive Kernspindel in Form einer „streifigen, schwach färbbaren Verbindungszone", die HEGLER zu sehen glaubte. E. W. OLIVE sprach demgegenüber von einem „flattened disc", der an Stelle einer Spindel in den kleinzelligen Species zu beobachten war, während ihm in den größerzelligen noch spindelähnlichere Bildungen auffielen.

Nach GUILLIERMONDS Beobchtungen dürften diese Angaben alle weit übers Ziel hinausschießen. Dieser Forscher ist besonders für die „Chromidialnatur" der kernähnlichen Stoffe des Centralkörpers eingetreten, ohne aber allzu engen Anschluß an die Verhältnisse bei den übrigen Pflanzenzellen zu suchen. Die Figuren 397—400 beweisen uns, welch große Differenzen sich bei den einzelnen Species auffinden lassen. So zeigt sich bei *Phormidium favosum* (Fig. 397) ein „réticulum fortement coloré", das aus langen dicken Fäden besteht, welche untereinander durch feine seitliche Anastomosen verbunden sind. Bei Teilung des

[1]) Ganz zu schweigen von solchen Beschreibungen, wie wir sie z. B. bei BENTLEY (1907) finden, der bei *Merismopoedia* einen Centralkörper sah, der sich aus zwei „Spiralfäden" aufbauen sollte. Bei einer Teilung sollte sogar in jedem eine Längsspaltung wie bei echten Chromosomen erfolgen.

„Kernes“ teilt sich einfach das Netz in zwei Tochternetze durch eine mediane Einschnürung. Das würde also (im Gegensatz zu HEGLER und KOHL, dagegen in teilweiser Übereinstimmung mit WAGER) eine Form der „Amitose“ bedeuten. Dagegen besitzt *Nostoc* (Fig. 398) einen schon viel kernähnlicher gewordenen „contrahierten“ Chromidialkern, der bald kugelig, bald mehr oder weniger sternförmig ausgezogen sein kann. Noch weiter kann die Contraction bei *Rivularia bullata* (Fig. 399) gehen, „et le granule chromatique ressemble à un véritable noyau“. Jedoch selbst hier läßt sich bei der Teilung keine Form einer wirklichen Mitose oder auch nur ein Ansatz dazu mit ausgesprochenen

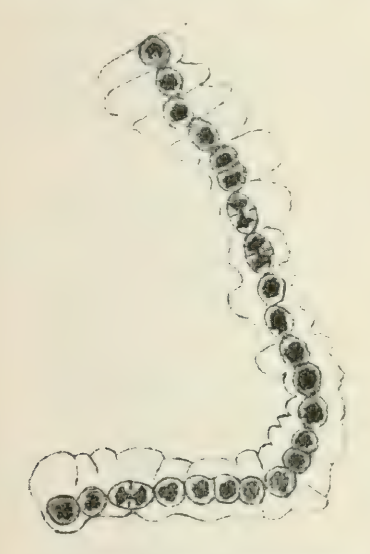


Fig. 398. *Nostoc verrucosum.* Zellfaden. Im Zentralkörper sind die chromidialen Stoffe in starker Concentration ausgebildet. (Nach GUILLIERMOND.)



Fig. 399. *Rivularia bullata.* a „Spiralige“ Anordnung der Chromidialsubstanzen. b Condensation der gleichen Stoffe fast bis zu „ruhekernähnlichen“ Gebilden. (Nach GUILLIERMOND.)

Chromosomen und einer Spindelfigur beobachten. Mitoseähnlich ist höchstens (1905e) ein „alignement des cordons chromatiques, leur partage médian“ (!) und weiterhin ein gewisses Stadium, das wie ein Dispirem ausschaut. A. FISCHER hat auch nach GUILLIERMOND durchaus unrecht, wenn er alle körnigen Bildungen als Anabänin betrachtet[1]). Die Substanz des Centralkörpers hatte von geformten Bestandteilen außer den als Chromidien gedeuteten höchstens gewisse stärkere lichtbrechende Kügelchen, wohl den Nukleolen der höheren Pflanzen vergleichbar.

Ganz normal läßt sich, worauf schon einige der auf S. 695 genannten Forscher hinwiesen, in den sogenannten „Heterocysten“ eine

[1]) Man denke ferner daran, daß TEODORESCO (1912b) direkt das Vorhandensein von Nucleasen genau wie bei den echten Algen erschlossen hat (vgl. a. oben S. 40).

„dégénérescence progressive du corps central" beobachten. Das Chromidialnetz condensiert sich in eine oder mehrere kleinere Kugeln, die dann resorbiert werden. Und die Zelle besteht jetzt nur noch aus einer Riesen-Vakuole mit diffus färbbarer Substanz. Diese fortschreitende Verflüssigung, die wohl auf einer immer feineren Verteilung der Nukleoproteide in ihrem Dispersionsmittel, vielleicht auch daneben in chemischer Umwandlung beruht, findet sich in manchen Species selbst außerhalb der Heterocysten in alternden Zellen. So ist das nach GUILLIERMOND (1907c) der Fall bei *Scytonema cincinnatum* (Fig. 400). Hier macht sich nicht die von *Nostoc* und *Rivularia* bekannte Condensation des Chromidialnetzes bemerkbar, sondern im Gegenteil eine „dissémination du réseau sur toute la cellule", die sogar soweit gehen kann, daß die Grenze zwischen Centralkörper und Rindenschicht verschwindet.



Fig. 400. *Scytonema cincinnatum.* Ältere Zellen mit fadenähnlichen Differenzierungen im Centralkörper. (Nach GUILLIERMOND.)

Solche Bilder hat vielleicht RŮŽIČKA (1906b, S. 588) vor Augen gehabt, wenn er die ganze Zelle als dem Kern homolog betrachtet. Wir werden bei den Bakterien auf diese sonderbare Ansicht näher einzugehen haben.

Im großen und ganzen erfreut sich, soweit ich sehen kann, die Deutung GUILLIERMONDs bei den Protistenforschern der größten Beliebtheit. Auch GARDNER (1906), SWELLENGREBEL (1910), SPRATT (1911), ACTON (1914), F. u. Mad. MOREAU (1919, S. 88ff.), SHARP (1921, S. 206) usw. stimmen im wesentlichen mit dem französischen Forscher überein. Und es wäre immerhin nicht ausgeschlossen, daß gelegentlich eine Species auch über dies Stadium hinaus es bis zur Bildung einer Kernmembran und damit zu einem echten Ruhekern gebracht hat. Es brauchte sich dabei wohl nur um Ausscheidung eines „Enchylems" zu handeln, das so verschieden von dem peripheren wäre, daß es in eine „Ausfällungs-Reaktion" mit diesem einträte. Solches hat wenigsten W. H. BROWN (1911a) für *Lyngbya maiuscula* beschrieben. Auch gibt dieser Forscher an, daß vor der Teilung des Centralkörpers Fasern aufgetreten wären, welche eine Art Spindel bildeten. Wenn man sich auf den oben (in Kap. 5f.) von uns eingenommenen Standpunkt stellt, daß möglicherweise bei der Faserbildung ähnliche Reaktionen eintreten könnten wie bei der Formierung einer Kernmembran, so wird diese Coincidenz uns nicht weiter wundern.

ACTON (1914) stellt gar eine ganze phylogenetische Reihe auf von *Chroococcus turgidus* mit noch völlig „offenem" Kern über *Gloeocapsa* nach *Merismopoedia elegans* hin, die im Gegensatz zu der erstgenannten Gattung einen leidlich scharf abgegrenzten Centralkörper zur Zeit der Teilung habe. Es ist dies „simply an accumulation of chromatin . . . at the nodal points of a small definite area in the centre of the cell. There is some evidence to show that this „nucleus" gradually distributes itself along the reticulum after division, to appear again in the centre of the cell prior to the next division". Endlich soll nach ACTON *Chroococcus macrococcus* den höchststehenden Kerntypus auf-

weisen. Hier ist nach ihr in der Tat ein gut abgegrenzter Kern vorhanden, der in seinen peripheren Teilen Chromatin, im Inneren eine Vakuole mit Karyolymphe besitzt. Aber auch er soll sich durch Einschnürung teilen, und eine Mitose mit besonderen Chromosomen fehlt noch durchaus. Noch einen Schritt weiter würde endlich nach GRIFFITHS (1915) *Glaucocystis Nostochinearum* gegangen sein, für das schon HIERONYMUS (1892b) einen „echten" Nucleus beschrieben hatte. Hier wäre der Kern wirklich „with the more highly elaborated nucleus of higher plants" zu vergleichen. Eine Kernmembran scheint ihm zum mindesten vor jeder Teilung gebildet zu werden, und weiterhin wird im Inneren ein „Karyosom" amphinucleolärer Natur herausdifferenziert, das sich bei jeder Teilung ähnlich gewissen Amöben usw. (s. S. 259) halbiert.

Die letzterschienene Publikation über die Cyanophyceen-Zelle stammt von BAUMGÄRTEL (1920). Dieser frühverstorbene Forscher hat nicht nur eine sehr genaue Zusammenfassung unserer Kenntnisse gebracht, sondern auch Homologien mit den höheren Zellen auf originelle Weise durchgeführt. Nach ihm sind im Plasma des Centralkörpers einmal „Endoplasten" vorhanden, welche der Karyolymphe entsprächen und in unserem Fall „Gebilde von liquider bis steifgeliger Konsistenz verkörpern, die ein Gemisch von Glyko- und Phosphoproteiden repräsentieren"[1]). An der Peripherie der Endoplasten sollen sich die „Epiplasten" ablagern; sie entsprächen dem Kerngerüst und sollen vorwiegend Nucleoglykoproteide, daneben auch Proteine enthalten. Endlich sollen sich an der Peripherie des gesamten Centralkörpers die „Ektoplasten befinden, die als Homologe der Nukleolen vorzugsweise aus Proteinen bestehen würden".

BAUMGÄRTELS Homologisierungsversuche sind sicherlich interessant, sie würden aber in der Frage der räumlichen Verteilung der einzelnen Stoffe zweifellos nicht mit dem übereinstimmen, was GUILLIERMOND und seine Schule glaubt. Eine wirkliche Verständigung und damit eine Aufklärung der ganzen Probleme wird uns somit erst die Zukunft bringen.

Beginnt sich hier aber doch die Frage nach der Natur der Zelle und ihrer Kernäquivalente zu klären, so ist, entsprechend der meist größeren Kleinheit der Organismen, bei den Bakterien ein solcher Ausgleich der Meinungen noch absolut nicht erreicht: hier stehen vielmehr noch ziemlich schroff sich drei Ansichten gegenüber[2]). Die eine will keinerlei Kerne oder auch nur Chromidien anerkennen, eine zweite die Strukturen ungefähr im Sinne von GUILLIERMONDS Cyanophyceen-Studien deuten, eine dritte endlich die Existenz von winzigen, kugeligen, ja fast punktförmigen Kernen in Ein- und Vielzahl sichergestellt sehen.

Noch 1884 war man von der Kernlosigkeit der Bakterien allgemein fest überzeugt. ZOPF (1884, S. 13) sagt wenigstens in seiner Zusammenfassung, man habe bisher überall ganz vergebens nach Kernen gesucht. Bald aber wurden mit Anwendung verschiedener Farbstoffe besondere färbbare Granula aufgefunden. Und seit den Tagen von E. KLEBS (1887),

[1]) Unsere oben vorgetragene Auffassung, daß die Karyolymphe noch ganz fehlen solle, müßte dann dahin abgeändert werden, daß sie nur in einer mit dem „Außenenchylem" nicht misch- und reagierbaren Ausbildung vorkomme.

[2]) Selbstverständlich lassen wir die Organismen außer Betracht, die von den Autoren irrtümlich für Bakterien gehalten und als kernführend beschrieben sind (VEJDOVSKY 1900, 1904, MARPMAN 1902, MENCL 1904, 1907a, b).

BABES (1889) und P. ERNST (1889)[1]) hat die Diskussion über die „Kernfrage“ nun nicht mehr aufgehört.

Die älteren Forscher, die sich für oder gegen die Kernnatur genannter Gebilde aussprachen, haben dank ihrer unzureichenden Technik kaum die Möglichkeit einer richtigen Entscheidung gehabt. Bei A. MEYER (1912), BENECKE (1912) und SHARP (1921, S. 66 ff.) finden wir die Daten zusammengestellt. Und der erstgenannte hat im einzelnen auseinandergesetzt, wie die ganze Bakterienzelle, besondere „normale“ oder geschrumpfte Teile des Protoplasten, Zellmembran, Zellvakuolen, Volutin oder junge Sporenanlagen für Kerne herhalten mußten. Es wären hier die Arbeiten von SCHOTTELIUS (1888), WAHRLICH (1890), ZETTNOW (1891, 1897, 1899), WAGER (1891, 1895), PROTOPOPOFF (1891), FRENZEL (1891, 1892), FÖRSTER (1892), TRAMBUSTI und GALEOTTI (1892), SJÖBRING (1892), ZUKAL (1892, 1896), SCHEWIAKOFF (1893), MITROPHANOW (1893), ILKEWICZ (1894), LÖWIT (1896), KUNSTLER und BUSQUET (1897)[2]), ZIEMANN (1898), MACCHIATI (1898), WAGNER (1898), FEINBERG (1900), MÜHLSCHLEGEL (1900), NAKANISHI (1901) und FEDOROWITSCH (1902) zu nennen.

Wir beginnen unsere eingehenden Darlegungen mit der Besprechung derjenigen Arbeiten, welche jeden Kern oder jedes Kernäquivalent für die Bakterienzelle leugnen. Abgesehen wieder von den ältesten Untersuchern sind hier vor allem ALFRED FISCHER (1891, 1895, 1897), MIGULA (1894, 1897, 1898), MACALLUM (1899), MASSART (1901) und WAGER (1905) aufzuführen, von denen die beiden ersteren als Verfasser von Lehrbüchern über die gesamte Bakteriologie größeren Einfluß auf die Weiterentwicklung ihrer Spezialwissenschaft bekamen. Sie halten die im Zellinnern zu beobachtenden Körnchen durchaus für Reservesubstanzen. Verdienstlich an diesen Publikationen ist jedenfalls die Tatsache, daß sie die ältesten Angaben über Nuclei bei Bakterien völlig widerlegen. Doch gehen sie darin zu weit, daß auch ernsthaft zu bewertende Angaben wie die von A. MEYER (1897) verdammt werden.

Im übrigen bekennen sich als Anhänger der Kernlosigkeit der Bakterien HINZE, der an *Beggiatoa* (1901), *Thiophysa* (1903) und *Thiovulum* (1913) Untersuchungen anstellte, sowie G. S. WEST und GRIFFITHS (1909, 1913), die das Schwefelbakterium *Hillhousia mirabilis* studierten. Bei der für ein Bakterium kolossalen Zellgröße von 60 μ hätte ein etwaiger Zellkern schwer der Beobachtung entgehen können. Aber es fanden sich nur viele Körnchen im Zellinnern, die nach den Autoren zwar Nucleoproteiden entsprechen sollen, aber doch nicht „Kernnatur“ hätten[3]).

Weiterhin sei noch ELLIS' (1907) Angabe für das Eisenbakterium *Leptothrix ochracea* genannt, bei dem nach Weglösung des Eisens im Cytoplasma keine Spur eines Kernes oder Chromidiums zu sehen war.

[1]) Dieser wird für gewöhnlich als ein Autor genannt, der wirkliche „Kerne“ gefärbt zu haben glaubte. 1902 sagt er aber selbst, daß er niemals völlig von der Kernnatur der von ihm beobachteten Gebilde überzeugt gewesen wäre.

[2]) Wenn KUNSTLER (1900) später auf die Ähnlichkeit der Sporenanlagen bei Bakterien mit Kernen hinweist und am liebsten phylogenetisch den Nucleus überhaupt von einer „bourgeon sporogène“ ableiten möchte, „adapté à un rôle nouveau“, so überschreitet er damit die zulässige Grenze wissenschaftlicher Spekulationen (vgl. auch weiter unten).

[3]) VIRIEUX (1913) will jedoch hier bereits einen Chromidialkern sehen.

Diese Angabe wiegt um so schwerer, weil der Autor für andere Bakterien typische Nuclei beschreibt. Ferner gibt zu denken, daß ein so guter Zellforscher wie HUSS (1907) bei *Bacillus esterificans* keinen Kern auffand. Auch darf auf M. WOLFFS (1907) Beschreibung der angeblich ganz „strukturlosen" *Pedioplana Haeckelii* verwiesen werden, während sich nach dem gleichen Autor bei *Planosarcina Schaudinii* bald vereinzelte, bald zahlreichere Granula zeigten.

Weniger stichhaltig scheinen mir dagegen die negativen Befunde von ROSENBLAT (1905) und LUSKA (1914) für einzelne Species zu sein. Aber der Gesamteindruck bleibt doch bereits der, daß ganz unbeschadet der Tatsache, wonach bei anderen Bakterien in der Tat Kerne oder Kernäquivalente zu sehen sind, bei einigen Gattungen eine Differenzierung in Cyto- und Karyoplasma noch nicht eingetreten ist. Wir kämen so zu der Ansicht, die SCHLATER (1897, 1899) schon vor vielen Jahren vertrat, daß innerhalb der Reihe der Bakterien eine allmähliche Herausbildung distinkter Kerne stattgefunden habe.

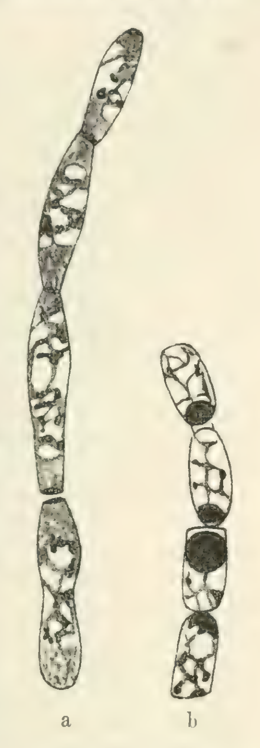


Fig. 401. a *Bacillus radicosus.* Chromidialstrukturen. b *Bacillus mycoides.* Sporenanlagen. (Nach GUILLIERMOND.)

Neben jenen Forschern, die an eine völlige Kernlosigkeit der Bakterien glauben, stehen die, welche eine Kernstruktur im Sinne der Chromidialkerne bei den Cyanophyceen für gesichert oder für wahrscheinlich halten. BÜTSCHLI darf man wohl als Vater des ganzen Gedankens ansprechen (1890, 1896, 1898, 1902). Er erörterte die Möglichkeit des Vorkommens diffuser Kerne, lange bevor R. HERTWIG (1902a) sich dafür einsetzte. Ferner kämpfte SCHAUDINN (1902, 1903a, b) für diesen Gedanken, ebenso wie sein Schüler v. PROWAZEK (1906), der *Spirochaete* untersuchte; später war wieder GUILLIERMOND (1906b, 1907a, b, 1908b, 1909d, 1910c; s. a. Résumé 1919a) der vorzüglichste Vorkämpfer dieser Schule. Speziell bei *Bacillus radicosus, B. mycoides, B. megatherium, B. limosus, B. alvei, B. subtilis, B. asterosporus, B. tumescens, Spirillum volutans* und *Tyrothrix scaber*, findet er zahlreiche Körnchen, die den Centralkörper durchsetzen (Fig. 401). Von sehr großem Interesse ist dabei, daß es Entwicklungsstadien gibt, in denen sie sich gar nicht einfinden. Sie kondensieren sich jedoch überall da, wo sich eine Spore anlegt (vgl. bereits SCHAUDINN 1902 bei *Bacillus Bütschlii*, doch nicht bei *B. sporonema*!) und beteiligen sich anscheinend an deren Bildung. Aber ob sich die Spore in der Tat vorzugsweise aus „Chromatin" bildet (1908b) „il n'est pas possible à l'heure actuelle de se prononcer définitivement et l'on ne peut considérer cette opinion que comme une simple hypothèse".

Die Höhe der Ausbildung dieser Chromidialnetze ist nach GUILLIERMOND sicherlich verschieden. Und jedenfalls muß man sich davor hüten, die zahlreich vorhandenen Volutin („Metachromatin")-Substanzen,

die ausschließlich Reservestoffe darstellen, mit den „echten" Chromidien zu verwechseln. Aber auch nach Ausmerzung dieser Fehlerquellen würden tatsächliche Differenzen übrig bleiben. Bei einigen wäre die Höhe der Cyanophycen-Zelle noch nicht erreicht, bei anderen wie *Cladothrix* wäre wenigstens zeitweise die Contraction der Chromidien so weit gegangen, daß sie „une sorte de noyau ou de pseudo-noyau" besäßen, der dann freilich wieder in eine „spirale chromatique" resp. in einen „noyau diffus" überginge.

Solche Chromatinspiralen sind vor allem von SWELLENGREBEL (1906, 1907 a, b, 1908, 1909 a, b, 1913) für *Bacillus maximus buccalis, Bacterium binucleatum, Spirillum giganteum*[1]), *Spirochaete Balbianii. Sphaerotilus natans (= Cladothrix dichotoma), Thiothrix nivea, Bacterium deliense* usw. beschrieben. Dabei darf auf die Einzelheiten der „Spirale", die „Zickzackstruktur", nicht zu sehr Gewicht gelegt werden, da in ein und demselben Faden die verschiedensten Bilder zu sehen sein können. Hervorgehoben seien noch eigenartige „Teilungsstadien", die auf eine Längsspaltung der „Spiralen" hinzudeuten schienen. Die Sporen will er keinesfalls nur aus dem Chromatin entstanden wissen.

Die außer von SWELLENGREBEL schon von MITROPHANOW (1893) studierte *Cladothrix dichotoma* ist der Gegenstand einer besonderen Studie von LINDE (1913). Dieser polemisiert gegen SWELLENGREBEL, daß er die Reservesubstanzen nicht klar genug von den Nucleoproteiden getrennt habe. Eine bessere Übereinstimmung findet er mit GUILLIERMONDS Angaben über Bakterienstrukturen. Indessen will er keine Entscheidung wagen, ob ein wirklicher Chromidialapparat besteht.

Die Arbeiten DOBELLS (1908, 1909, 1911 a—c, 1912), die hier anzuführen wären, hat man sehr verschieden beurteilt. Während GUILLIERMOND (1919 a, S. 84) sie für äußerst wertvoll hält, hat A. MEYER (1912, S. 59) sie geradezu vernichtend kritisiert. Auch nach DOBELL würden „Chromatinspiralen" in den Bakterienzellen zu sehen sein. Ferner sahen FANTHAM und PORTER (1909) bei *Bacillus arenicola* „a number of bars and granules arranged as a chromidial system", und AMATO (1909) möchte diese gar aus der Teilung eines einzigen Körnchens allmählich hervorgehen sehen[2]). Und ebenso steht HÖLLING (1911), der über „fusiforme" Bakterien und *Spirochaete* arbeitete, sichtlich GUILLIERMOND nahe, wenn er die „Durchtränkung" des ganzen Plasmas mit Chromatin beschreibt. PETSCHENKO (1913) für *Chlamydothrix ochracea*, VIRIEUX (1913) für *Achromatium oxaliferum* sowie PETIT (1921) wären gleichfalls als Vertreter der Chromidiallehre zu nennen.

Die Unterschiede in den einzelnen Phasen, auf die immer wieder einzelne Forscher zurückkamen, suchte dabei HOTTINGER (1915) kolloidchemisch zu verstehen. Der Grad der Färbbarkeit hängt offensichtlich mit von der Größe der Einzelteilchen chromatischer Substanz ab. Und in vielen Fällen (so bei den „Gram-Negativen") würde „das gefärbte Nukleoproteid ein Kolloid von so hoher Dispersion bilden, daß die optische Auflösung der einzelnen Teilchen nicht mehr gelingt".

---

[1]) ZETTNOW (1908) vermochte indes bei *Spirillum* die Resultate SWELLENGREBELS nicht zu bestätigen.

[2]) Verfasser glaubt, daß die Granula während der Zellteilung zu einer Art „Äquatorialplatte" zusammentreten, die sich dann durch Längsspaltung in zwei Teile sondern soll.

Eine Sonderstellung nehmen die Arbeiten von PÉNAU (1911, 1915) ein. Sie sind in sich nicht ganz klar und erscheinen dem nüchternen Referenten etwas phantastisch. Es soll nämlich neben einem „echten Kern“ noch ein „basophiles Chromidialnetz“ vorhanden sein, ja zeitweise dieses auch allein existieren. Bei *Bacillus anthracis* werden gar 5 karyologische Phasen unterschieden. Und ähnlich soll's bei *Bacillus verdunensis* sein.

Im Grunde sind auch die Betrachtungen RŮŽIČKAS (1904, 1907a, b, 1908a—c, 1909, 1910a, b, 1913, 1914, 1917, 1919) und seines Schülers AMBROŽ (1909) für einen „diffusen Kern“ im Sinne GUILLIERMONDS zu verwerten. Doch möchte der Autor selbst die ganzen Zellen der Bakterien als „frei lebende“ Kerne deuten[1]). Sein Hauptgrund ist, daß bei künstlichen Verdauungsversuchen eine Trennung von karyo- und cytoplasmatischen Bestandteilen nicht zu erreichen sei. NĚMEC (1908) wies schon darauf hin, daß aber die Reaktionen hier ganz unzuverlässige Resultate ergeben. Ferner argumentiert RŮŽIČKA mit der zeitweise bei Anwendung von Farbmitteln eintretenden „Farblosigkeit“. Wolle man nur in den sich färbenden „Körnchen“ Kernäquivalente sehen, so müßte man zu der Schlußfolgerung kommen, daß die Organismen zeitweise ganz kernlos werden können. Nehme man dagegen an, daß eine Transformation von „Chromatin“ zu „Linin“ vorgenommen sei, käme man um diese Schwierigkeit herum, aber dann sei eine wirkliche Grenze zwischen der Substanz eines „Kernes“ und eines „Cytoplasmas“ nicht zu ziehen. Im Grunde hatten übrigens schon BÜTSCHLI selbst, sowie ZETTNOW (1897), SCHAUDINN (s. oben) und vor allem HAECKER (1904a, S. 225) die gleichen Gedankengänge ausgeführt, und den Bau der Bakterienzelle mit dem eines Chromosoms verglichen. Bei ersterer sammelt sich das „Chromatin“ zur Zeit der Sporenbildung, bei letzterem zur Zeit der Prophasen einer Mitose.

Diese Beziehungen der Sporenbildung zur „Kondensation“ des Chromidialapparats zweifelte indes bereits A. MEYER (1903) an, und auch BENECKE (1912, S. 175) meint, so genial SCHAUDINNS Deutungen sein mögen, sie stießen doch auf ernste Bedenken. Denn SCHAUDINN hatte sich mit den Volutinsubstanzen noch nicht auseinandergesetzt, die doch sicherlich bei den von ihm studierten *Bacillus sporonema* und *B. Bütschlii* wie bei den meisten anderen Species vorhanden wären. Zu nennen wären endlich die Arbeiten von GEORGEVITSCH (1910c, 1911), der bei bestimmten thermophilen Bakterien sehr genau die Ansammlung chromatischer Körnchen, die Bildung einer „Vorspore“ und in ihrem Centrum die der definitiven Spore beschreibt.

Unleugbar würden wir bei der von RŮŽIČKA u. a. vertretenen Homologisierung in morphologischer Hinscht um viele Schwierigkeiten herumkommen. Das scheint mir jedoch nicht der Fall zu sein, wenn

---

[1]) Anfänglich hatte RŮŽIČKA (1898, 1903) sich nur sehr vorsichtig in diesem Sinne geäußert.

Dagegen möchte ich HUEPPE (1886) nicht ohne weiteres, wie SHARP (1921, S. 67) es z. B. tut, als Anhänger der „Kernnatur“ der Bakterienzelle betrachten, denn ich finde in HUEPPES Bakterienwerk nur gesagt (S. 137), daß das „Protoplasma“ sich derart differenziert, daß „zunächst scheinbar geradezu wie bei der Zellteilung die chromogene Substanz sich von einer nicht färbenden wasserklaren in Körnern trennt“. Ein Teil der chromatischen Substanz (nicht die ganze!) „tritt in die Bildung der Spore ein“.

wir die physiologischen Verhältnisse berücksichtigen, unter denen die Chromosomen in der Zelle leben. Wir können uns nämlich nicht für sie eine dauernde Unabhängigkeit vom Cytoplasma vorstellen. Und wir würden so doch gleich wieder Differenzen zu konstruieren haben, derart, daß die Bakterienkerne autotroph seien, die Kerne der anderen Pflanzen dagegen vom Cytoplasma „ernährt" werden müßten. Darum ist es wohl besser, die zufälligen morphologischen Ähnlichkeiten nicht zu sehr zu betonen und lieber zu erklären, daß die Kernbildung bei den Schizomyceten einen Weg „sui generis" gegangen wäre.

Aber selbst diese Erkenntnis ist noch nicht gesichert. Denn einige Forscher, und darunter solche von so gutem Klange wie A. MEYER, meinen, daß die Beobachtungen der Anhänger der Chromidialtheorie bei den Bakterien auf technische Kunstfehler zurückzuführen seien. Und wo es überhaupt der Organismus bis zur Ausbildung eines distinkten Kernes gebracht habe, da solle dieser im Prinzip nicht anders als z. B. bei den Pilzen gebaut sein. Nur erscheine er wegen der kleinen Zelldimensionen für unsere optischen Hilfsmittel fast punktförmig. Ja A. MEYER möchte am liebsten die Bakterien unter Vermittlung von Actinomyceten und ähnlichen Gruppen als phylogenetische Reduktionsformen von Pilzen ableiten (1897).



Fig. 402. *Bacillus Pasteurianus.* Anlage der Sporen mit dem im Mittelpunkt befindlichen punktförmigen Kern. Vergr. 2500. (Nach A. MEYER.)

Im gleichen Jahre, als MIGULA und ALFRED FISCHER (1897) so energisch den Bakterienkern ablehnten, gab A. MEYER an, daß er ihn bei *Bacillus asterosporus* sogar lebend sehen könnte. Mit Jod und Rutheniumrot färbte er sich dann genau wie ein Pilzkern. Später (1899) tingierte er ihn noch mit Formolfuchsin und Methylenblau. An den Objekten seiner Schüler GRIMME (1902), der *Bacillus tumefaciens* studierte, und ELLIS (1903, 1906), der *Sarcina* und *Micrococcus*[1]) untersuchte, überzeugte er sich weiterhin von der Richtigkeit seines Schlusses, daß der fragliche Körper kein Volutinkorn wäre.

Ferner untersuchte A. MEYER selbst noch *Bacillus Pasteurianus* (1908) [Fig. 402] und in Gemeinschaft mit BREDEMANN (1909) *Bacillus amylobacter.* Stets war nach Fixierung mit FLEMMINGscher Lösung und Anwendung von HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin-Methode der Kern sowohl in der vegetativen Zelle wie in der Sporenlage sehr gut zu differenzieren. Ein Unterschied in der Tinktion gegenüber dem Volutin besteht in dem Verhalten gegen Methylenblau und nachfolgender 1% H_2SO_4. Die zuvor tingierten Nuclei entfärben sich dann nämlich, das Volutin bleibt dagegen gefärbt. Nur ist die Methylenblaufärbung selbst launisch.

Auf Grund dieser Reaktionen sieht auch A. MEYERS Schüler VIEHÖVER (1913) bei *Bacillus probatus* und anderen harnstoffspaltenden Bakterien gewisse Körnchen als die wahrscheinlichen Kerne an. Und

[1]) Auch MENCL (1910) gibt für die gleichen Gatttungen Kerne an. Seine Angaben sind jedoch ebenso wie die über Bakterien der Prager Wasserleitung (1906, s. a. 1909) von A. MEYER nicht als beweiskräftig anerkannt. In späterer Zeit (1911a, b) beschreibt er weiterhin Kern und Kernteilung bei *Azotobacter* (siehe dazu speziell die Kritik bei LUSKA 1914, der freilich sämtliche Kerne leugnen möchte).

VAHLE (1909), gleichfalls ein Schüler A. MEYERS, prüfte einige Myxobacterien (*Myxococcus ruber*, *Polyangium fuscum* und *Chondromyces crocatus*) auf das Vorhandensein von Nuclei in ihren Zellen. Er stellte fest, daß hier regelmäßig zwei Körperchen vorhanden wären, die mit A. MEYERS Kernen übereinstimmten. Wo deren 3—4 vorlagen, waren sie meist durch feine Verbindungen so miteinander verknüpft, daß „doch nur zwei getrennte Partien vorhanden waren". In den Sporen hatten sie die „Form kurzer, dicker, gewöhnlich spindelförmiger Bänder, deren Längsachse entweder der Längsachse der Stäbchen parallel ist, oder mit ihr einen Winkel bildet".

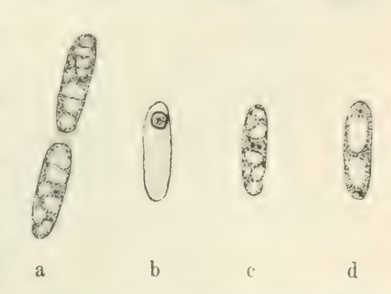


Fig. 403. *Bacillus megatherium.* a vegetative Zelle. b Sporenbildung. c—d Zellen vor ihrer Teilung. Zweiteilung des Nucleus. (Nach PARAVICINI.)



Fig. 404. *Bacterium aerogenes.* a 6 Kerne, unregelmäßig in der Zelle verteilt; b desgleichen, jeder Nucleus hat sich geteilt. (Nach PARAVICINI.)

Der Bakterienkern wird darnach von A. MEYER (1912, S. 72) in folgender Weise charakterisiert: „Er ist ein ungefähr 0,3 μ im Durchmesser messendes, also in demselben Größenverhältnis zu den Bakterienzellen wie der Zellkern z. B. der Ascomyceten zu deren Hyphenzellen stehendes, farbloses, etwas stärker als das Cytoplasma das Licht brechendes, rundliches Gebilde. Im Dunkelfelde erscheint der Kern optisch leer (s. a. A. MEYER 1911). Er wird beim Absterben der Zelle zerstört"[1].

Immerhin hatten auch einige Angehörige der A. MEYERschen Schule nicht bei allen Species Nuclei nachzuweisen vermocht; so gelang das ELLIS (1903) gar nicht für *Spirillum* und (1906) für *Bacillus hirtus* nur während der Sporen-Entwicklung.

Unter Umständen könnte aber ein Nachweis doch vielleicht möglich werden, wenn man sich der Methoden bedient, die RAYMAN und KRUIS (1904) sowie KRUIS (1913) ausbildeten. Diese Forscher photographierten nämlich die Zellen in gewöhnlichem oder ultraviolettem Licht, das durch die Kerne nicht hindurchging und sie so als gesonderte Gebilde nachzuweisen erlaubte (*Bacillus mycoides*, *B. radicosus*, *B. tumescens*, *Micrococcus*). Nur bei Species mit zu vielen anderen „Granulationen" (*Beggiatoa*) wurde die Deutung der Bilder unmöglich.

Sonst hat noch PREISS (1904, S. 538) punktförmige Kerne bei *Bacillus anthracis*, *B. cohaerens*, *B. tetani* und einigen anderen Species beschrieben, die nach ihm völlig den von A. MEYER beobachteten entsprechen und genau so in der jungen Spore zu sehen sind, wie das der Marburger Autor angab (vgl. dazu aber die Kritik von RŮŽIČKA 1906a, S. 346). Und auch J. CH. JOHNSON (1912) sah gleiches bei *Bacillus megatherium*.

[1]) GUILLIERMOND (1919, S. 53) sagt in seinem Résumé, daß A. MEYERS Kerne „keine Struktur" hätten. Wahrscheinlich handele es sich nur um Volutinkörner. „Somit kann man schließen, daß MEYERS Theorie eines festen Grundes entbehrt."

In jüngster Zeit hat endlich PARAVICINI (1918) für *Bacillus mycoides* und *B. megatherium* punktförmige Kerne in der vegetativen Zelle nachgewiesen (Fig. 403), und ebenfalls sah er sie in der jungen Spore. Für *Bacterium aerogenes* sah er hingegen sechs Kerne (Fig. 404), die unregelmäßig in der Zelle angeordnet waren. Vor jeder Zellteilung zerfiel ein Kern in zwei, so daß dann zeitweise 12 Nuclei in der Zelle waren. PARAVICINI meint, daß vielleicht die nicht sporenbildenden Species sich ähnlich verhielten und mehrkernig wären.

Diese Fälle von Kernnachweisen heben sich aus der Flut von Arbeiten mit vermeintlichen Beweisen durch die kritische Behandlung des spröden Materials durchaus hervor. Wir hörten ja oben (S. 700), was sonst alles als Kern angegeben wurde[1]).

Eine Sondererwähnung verdienen nur die Actinomyceten, die ja von manchen Autoren als besondere Organismenklasse bezeichnet werden, aber doch wohl nur eine Bakteriengruppe sind (s. a. BUCHANAN 1918, ENGLER und GILG 1919, S. 4). Die Auffassung, daß es Hyphomyceten sein könnten (s. noch neuerdings DRECHSLER 1919), ist durch das cytologische Studium jetzt wohl endgültig widerlegt. LIESKE (1921), der Monograph der Actinomyceten, plaidiert dafür, die Eubakterien, Chlamydobakterien, Spirochaeten, Myxobakterien und Actinomyceten zu trennen. Zugegeben, daß das zweckmäßig sein könnte; alle zusammen bilden aber doch eine engere Gemeinschaft, die auch cytologisch zusammengehört. NEUKIRCH (1902) hat bereits vor langen Jahren mit Methylenblau bei ihnen Gebilde nachgewiesen, die er für Kerne hielt. Auch sah er, wie sie sich durch Teilung vermehrten und eine besondere Lage zu den wachsenden „Spitzen" und „Seitenästen" einnahmen (vgl. a. oben S. 161). Von einer Struktur in ihnen konnte er freilich ebensowenig etwas wie LIESKE sehen. Der Heidelberger Autor stellte fest, daß sich die Nuclei hier überhaupt nur unter besonders günstigen Bedingungen färben ließen (Fig. 405). Das hing wohl damit zusammen, daß Vitalfärbungen nicht gelangen, und ein ganz bestimmtes Stadium des Absterbens offenbar vorhanden sein muß. Irgendwelche Teilungsstadien fand LIESKE nie auf. Und eine absolute Sicherheit, daß die fraglichen Gebilde überhaupt Kerne sind, hat er nicht. Immerhin ist es auch mir nach allem sonstigen wahrscheinlich, daß dadurch NEUKIRCHs ältere Daten bestätigt werden.

So stehen sich die Anhänger der Chromidialkerne und die der „punktförmigen" Nuclei noch ziemlich schroff gegenüber. Selten einmal,

[1]) Sehr sonderbar erscheint auch eine neuere Mitteilung von PRAŽMOWSKI (1912) für *Azotobacter chroococcum*. Nach ihm sollen einzelne chromatische Körnchen nicht nur während einer bestimmten Lebensphase zu einem „Kern" zusammentreten, sondern dieser soll sich dann sogar durch eine Art von Mitose teilen. In einer weiteren Mitteilung sucht der gleiche Autor (1913) seine Befunde auch auf andere Bakterien auszudehnen, wenigstens sollen sich auch hier die Chromatinkügelchen halbieren, die „Grundsubstanz des Kerns" in die Länge strecken, tonnenförmig anschwellen und schließlich in der Mitte durchschnüren. Reichlich phantastisch erscheint mir weiterhin, was über die Fusion von „Kernen" gesagt wird, und noch schlimmer sind wohl die Angaben über die „Ausstoßungen" von „Kernen" aus dem Zellinnern und deren Regeneration zur Normalzelle. BONAZZI (1915) hat, wenigstens für *Azotobacter*, diese Phantasmen bereits zurückgewiesen. Dafür scheint dieser Verfasser etwas ähnliches wie PÉNAU (s. oben S. 703) für seine Species anzunehmen. Was daran Wahres ist, muß die Zukunft lehren. — Direkt unsinnig erscheinen mir die Angaben von ENDERLEIN (1921) über die Bakteriencytologie.

daß ein Autor wie HOELLING (1910) für seine „*Fusiformis*"-Arten beiderlei sieht und Übergangsformen annimmt. Eine definitive Entscheidung, wer recht hat, scheint uns ebenso wie BENECKE (1912) noch auszustehen. Vor allem fehlen uns wirklich korrekte Angaben über das Verhalten der vermeintlichen Kerne oder Kernhomologa bei ihrer Teilung. Als Arbeitshypothese regt BENECKE an, diejenigen Species, welche als chromidienhaltig beschrieben sind, in geeigneten

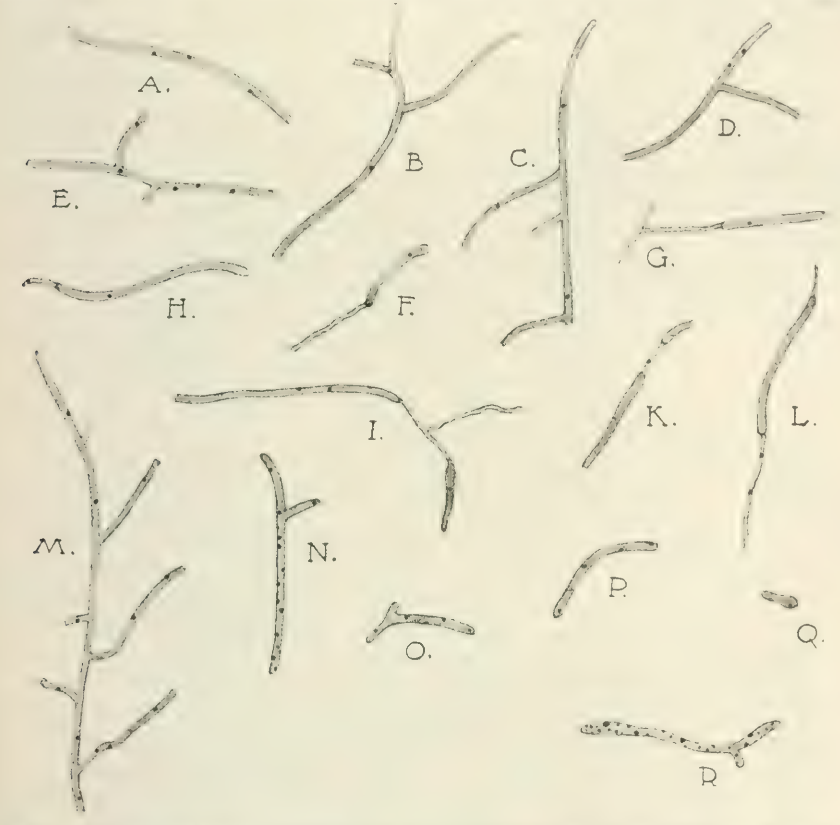


Fig. 405. *Actinomyces spec.* Lebende „Fäden" mit zellkernähnlichen gefärbten Körnchen. A—L Agarkultur vom „Stamme 50", bei K und L liegen die Körnchen im abgestorbenen Teile des Fadens. M Bouillonkultur vom „Stamme 46" (fünf Wochen alt). N—R acht Tage alte Peptonwasserkultur vom „Stamm 74". Vergr. 1200. (Nach LIESKE.)

Nährmedien dauernd „chromidienfrei" zu halten. Er erinnert weiterhin daran, daß *Bacillus mycoides* durch künstliche Eingriffe von DEGEN (1905) „aus dem homogenen in den alveolären Zustand" überführt werden konnte und meint, man solle eine Entscheidung darüber versuchen, „ob man auch jederzeit beliebig ein Chromidialsystem erzeugen könne". Vor allem würde es da wichtig sein, wenn wir die auftretenden Strukturen in vivo zu beobachten vermöchten. VAY (1910) hat gezeigt, daß bei Zugabe von Dahlia oder Pfaublau zu seinem Kulturagar einzelne wie „Chromatinkörnchen" aussehende Granula entlang den Zellwänden, außerdem aber auch axial gelagert und im

Alter häufig „kondensiert“ zu beobachten sind. Die Methode verdiente jedenfalls weitere Prüfung.

Die Cyanophyceen und die Bakterien sind die einzigen Organismenklassen, bei denen zurzeit überhaupt noch die Frage von dauernd kernlosen Zellen sich stellen läßt. Für einige weitere pflanzliche Gruppen besteht indes die Möglichkeit, daß wenigstens während eines bestimmten Stadiums die morphologisch gut abgegrenzten Nuclei verschwinden und durch „Chromidien“ ersetzt werden.

R. Hertwig (1902a, s. a. 1907) hatte das, wie wir oben hörten (S. 695), für gewisse Protozoen festgestellt. Im einzelnen interessieren uns hier diese Vorgänge nicht. Aber auch für einige Plasmodiophoraceen und die mit ihnen in Beziehung gesetzten Chytridiaceen, ja selbst für einen Organismus, der von einigen Autoren zu den Ustilagineen gestellt wird, liegen ähnliche Angaben vor. Bei *Plasmodiophora Brassicae* verschwinden nach S. Nawaschin (1899, S. 417) vor der Sporenbildung die Kerne nämlich so gut wie ganz und „unzählige feinste Fibrillen, die aus Körnchen bestehen“, durchziehen nach allen Richtungen das Plasma. Die Chromatinsubstanz schien sich schließlich über die ganze Masse des Plasmodiums gleichmäßig zu verteilen, „als ob es sich dabei um wirkliche Auflösung der Kerne und Vermischung ihrer Bestandteile handele“. Die neuen Kerne reconstruieren sich nach dem russischen Autor aus diesem „diffusen Chromatin“, ohne irgend eine genetische Beziehung zu den früheren erkennen zu lassen.

Ganz ähnliche Angaben machen v. Prowazek (1905) für die nämliche Art, ferner Blomfield und Schwartz (1910) für *Sorosphaera Veronicae*, Schwartz (1910) für *S. Junci*, (1911) für *S. graminis*, (1914) für *Ligniera Bellidis*, *L. Menthae* und wieder *Sorosphaera Veronicae* und Osborn (1911) für *Spongospora „Solani“ (= subterranea)*. Auch Horne (1911) scheint sich im wesentlichen diesen Beobachtungen anzuschließen, wenigstens spricht er von einer „Periode of chromidial activity“.

Andere Forscher aber glauben nicht an ein tatsächliches „Akaryoten“-Stadium. So äußern sich sowohl Maire und Tison (1909, 1911a) wie Winge (1913a, 1917) sehr skeptisch dazu, und Palm (1918) sagt von *Ligniera Isoetis*, „ses noyaux sont toujours incolorables, mais néanmoins très distincts“. Auch Doflein (1916, S. 26—27) ist der Ansicht, daß all die Angaben über Kernverschwinden bei den Plasmodiophoraceen „exacter Prüfung nicht standhalten“ werden. Und er sowohl wie vor ihm schon M. Hartmann (1909a) sind der Überzeugung, daß auch ein Teil der bei den Protozoen beobachteten „Chromidien“ tatsächliche Kerne seien, die nur einer Membran entbehrten. Hartmann speziell suchte ja seinen Begriff der polyenergiden Kerne oder „Polykaryen“ hier zu begründen, indem er annahm, daß die einzelnen Teile — wir könnten auch sagen „Karyomeren“ — sich zeitweise in einer Zelle zu einem geschlossenen Ganzen zusammenfügen, zeitweise aber getrennt bleiben und zu den einzelnen „Chromidien“ werden.

Welches die richtige Deutung bei den beschriebenen Plasmodiophoraceen ist, läßt sich wohl noch nicht ganz klar übersehen. Ich meine, am wahrscheinlichsten ist doch die Annahme, daß zwar die Kerne vorübergehend „chromatinfrei“ werden, aber ihre Individualität nicht gänzlich aufgeben. So könnten die „leeren“, d. h. mit Karyolymphe und „Linin“ angefüllten, Nuclei für unser Auge von Vakuolen im Cytoplasma vielleicht

nicht zu trennen sein und darum doch persistieren. Selbst BLOMFIELD und SCHWARTZ und SCHWARTZ stehen solchen Gedankengängen wohl näher, als sie selbst glauben. Denn sie berichten ja, wie „collections of chromatin granules and rods arranging themselves in these vacuoles into the reticular forms“ die Grundlage der neuen Kerne bilden.

Zu erklären wäre dann eben nur, warum periodisch auf ein reines „Achromatin“-Stadium des Kerns wieder ein chromatisches folgt.

Noch viel wahrscheinlicher ist uns diese Deutung in den Fällen, in denen von Chytridineen über ähnliche akaryote Phasen berichtet wird. Denn bereits 1887 beschreiben VUILLEMIN für *Entomophthora*, und 1890 b DANGEARD für *Synchytrium*, daß die Kerne hier zeitweise völlig „leer“ zu werden scheinen. PERCIVAL (1909) und BALLY (1911, S. 123) sahen solches für *Chrysophlyctis endobiotica*, BALLY (1911, S. 137) für *Urophlyctis Rübsaameni*, KUSANO (1912) für *Olpidium Viciae*, WAGER (1913) für *Polyphagus Euglenae*. Die Deutungen sind im einzelnen verschieden. BALLY z. B. knüpft an HARTMANNS „Polykaryen“ an, während WAGER an eine Scheidung von „Idio“- und „Tropho“-Chromatin im Sinne der GOLDSCHMIDTschen (1904) Hypothese über Kerndualismus glaubt.



Fig. 406. *Entorrhiza Raunkiaeriana.* Die Kerne sind chromatinfrei, dafür sehen wir zahlreiche chromosomengleiche, selbst längsgespaltene Körper in der Zelle außerhalb des Kerns. (Nach WINGE.)

Genauere Nachprüfungen im einzelnen scheinen mir hier um so erwünschter zu sein, als die einzelnen Autoren in ihren Berichten über Zeitpunkt, Dauer und Modus der Chromatin-Emission nicht übereinstimmend berichten. Es könnten auch technische Kunstfehler (bei Fixierung oder Färbung) eine Rolle spielen, umsomehr als Angaben über „Chromidien“ in anderen Pflanzenklassen sich auf die letztgenannte Weise aufgeklärt haben (s. S. 137 ff.). Unter anderem dürften CASAGRANDIS (1897, S. 721) Bilder von Saccharomyceten und IKENOS (1901 a, 1903 c) Angaben über *Taphrina* hierher zu rechnen sein. Und die sonderbaren Daten, die PÉNAU (1910) für *Endomyces albicans* und (1912) für *Sporotrichum Beurmanni* beibringt, scheinen gleichfalls hierher zu gehören. Hier soll nämlich außer dem Kern zur Zeit des „Hefestadiums“ ein eigentümliches „basophiles Netz“ vorhanden sein (s. a. ähnliches für Bakterien S. 703), das ausschließlich „trophochromatischer“ Natur sein und schließlich ein Körnchen abgeben soll, das nun den „Kernmittelpunkt“ einer neuen durch Sprossung entstandenen Zelle bilden würde.

Hochinteressant aber und sicherlich zu weiteren Beobachtungen anregend sind die Funde der von manchen zu den Ustilagineen gerechneten[1]) *Entorrhiza Raunkiaeriana*, über die WINGE (1917, S. 150 ff.)

[1]) DIETEL (1900, S. 23) sagt ausdrücklich, daß die Gattung nicht sicher zu dieser Pilzklasse gehöre. Ich meine, die karyologischen Ergebnisse werden dazu beitragen, sie definitiv von da zu entfernen (vgl. a. S. 542).

berichtet. In den Sporen scheinen die Kerne nach ihrer Fusion ganz chromatinfrei zu sein. Alle färbbare Substanz findet sich dafür in „Chromosomenform" im Cytoplasma (Fig. 406). Ja diese Körper scheinen sich längsspalten zu können. Ihre Zahl ist indes nicht konstant. Schließlich werden die Strukturen blasser, und die Kerne allein bleiben sichtbar. Was der Austritt der färbbaren Substanzen aus dem Nucleus hier für das Zelleben bedeutet, wissen wir nicht. WINGE verwahrt sich ausdrücklich dagegen, daß wir hier etwa „Chondriosomen" vor uns hätten. Auch scheint das Phänomen bestimmt nichts mit jenen Kerndegenerationen zu tun zu haben, wie wir sie für gewisse Tapetenzellkerne (S. 690) schilderten. Ein definitives Urteil kann so zurzeit noch unmöglich abgegeben werden.

Gar nichts mit Chromidien haben endlich jene Fälle zu schaffen, wo wir einfach Proteinvakuolen in der Zelle haben, die sich wie Chromatin färben (vgl. oben S. 176). Speziell die in der Eizelle der Coniferen sind ja bis in die neueste Zeit hinein für Beziehungen zu Kernen verwertet worden. Die letzte Veröffentlichung BUCHNERS (1918, S. 172) hat indes wohl hoffentlich definitiv die Unhaltbarkeit solcher Relationen bewiesen. —

Was können wir nun aus der Erörterung über die oben beschriebenen echten „kernlosen Zellen" für eine Phylogenie des Zellkerns lernen? Leider nicht viel[1]). Die meisten Spekulationen über das allmähliche Entstehen der Kerne verlassen zu sehr den Boden der Tatsachen. Geradezu grotesk muten uns z. B. jetzt schon die Sätze an, die ALFRED FISCHER (1905, S. 119) über seine „Kohlehydratmitosen" bei Cyanophyceen aussprach. Seine irrtümlichen Befunde, daß hier alle körnigen Einschlüsse des Centralkörpers Anabaenin seien, begeistern ihn zur Diskussion folgender Möglickeit: „Die einmal vorhandene Einrichtung der Kohlehydratmitose wird später bei harmonischerer Assimilationstätigkeit zur Angliederung anderer proteinartiger Produkte verwendet, die vielleicht auch zunächst überflüssig waren, aber allmählich zu neuen Funktionen verwendet wurden. Hierzu waren die neuen Glykoproteide geeignet, weil sie aus mit dem Protoplasma verwandten Stoffen bestanden. Aus der Kohlehydratmitose, dem Verteiler eines Ballastes, wurde die Nucleinmitose, der Überträger erblicher Eigenschaften und sexueller Differenz. Aus einem schwerfälligen und mangelhaften Exkretionsprozeß entwickelte sich die exakt arbeitende Karyokinese." So phantasiert selbst einer unserer nüchternsten und kritischsten Köpfe. Und „wo solches am grünen Holz geschieht, ...!"

Vor allem muß man sich auch davor hüten, aus der evtl. vorhandenen „Kernlosigkeit" mancher Bakterien zuweit reichende Schlüsse für die übrigen Organismen ziehen zu wollen. RŮŽIČKA (1919, S. 41) scheint mir in diesen Fehler verfallen zu sein, wenn er erklärt, der Kern könne nur „als morphologisches Gebilde (in entwicklungsmechanischem Sinne) als eine Anpassung an die cytoplasmatische Funktion der Chromatinbildung" angesehen werden. Haben wir doch eingehend auseinandergesetzt (Kap. 9), daß das Chromatin speziell mit den Genen nicht identifiziert werden darf, und durchaus nicht, wie RŮŽIČKA zu glauben scheint, von neueren Cytologen der Nucleus einseitig als Sitz des Chro-

[1]) Vgl. auch LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 71 ff.).

matins aufgefaßt wird. Nein, bei solchen Vergleichen kommen wir nur zu ganz „leeren“ Aussagen.

Weit aussichtsvoller erscheint da wohl der Weg, den MEZ (1918) neuerdings weist. Er verlangt mit Recht neue Funde, welche geeignet sind, die Brücke zwischen den Chromidialkernen der Cyanophyceen und denen der Kerne der Flagellaten und Chlorophyceen zu schlagen. So ist *Myurococcus* (HANSGIRG) eine „Palmellacee . . . mit nur andeutungsweise vorhandenem Zellkern sowie mit ganz schwach und zugleich diffus mit Chlorophyll tingiertem Plasma“. Und „wie es mit den Zellkernen und Chromatophoren zweifelhafter Kügelchen, die zwischen den Chroococcaceen und Palmellaceen die Mitte halten, wirklich steht, ist noch in nicht einem einzigen Fall untersucht worden“. Ob z. B. derartige niederen Organismen, wie sie etwa CAULLERY (1911) in seiner *Ellobiopsis Chattoni* beschrieb, die einen „diffusen“ Kernapparat zu haben scheint, solch einen Übergang abgeben könnten, wäre näher zu prüfen. Der Autor setzt sie jedenfalls in die Nähe von *Gymnodinium*, also zu Species, die sonst einen weit höher organisierten Nucleus haben.

Ganz neue Gesichtspunkte weist hier jedenfalls die letzte Arbeit von M. ISHIKAWA (1921 b) auf, in der über die Bangiacee *Porphyra tenera* berichtet wird. Ganz abgesehen von anderen „Merkmalen“, auf die gelegentlich die Systematiker schon hingewiesen haben, ist der Kernaufbau und die Kernteilung noch so „primitiv“, daß man in der Tat versucht sein könnte, die Species als ein von MEZ gefordertes Übergangsglied anzusehen. „The method of nuclear division of a Porphyra has a close resemblance with that of *Cynechocystis aquatilis*, a kind of *Cyanophyceae* (GARDNER 1906), in the presence of three chromatic filaments and primitive mitosis.“ Hier eröffnen sich jedenfalls aussichtsreiche Verknüpfungsmöglichkeiten.

Und nicht undenkbar wäre es ja sogar, daß es sich bei den Chromidialkernorganismen gar nicht um primäre, sondern um reduzierte Gruppen handelt. Von der Ansicht A. MEYERS (1897) für die Bakterien hörten wir bereits (S. 704). Aber auch DANGEARD (1909 a) sucht *Chromatium Okenii* mit seinem „Centralkörper“ ohne besondere chromatische Strukturen als rückgebildet aufzufassen und möchte am liebsten die Schizophyten von den Flagellaten ableiten. Hier mögen die Systematiker das letzte Wort haben. Wir können jetzt schon sagen, daß sie an den Ergebnissen karyologischer Forschung nicht werden vorübergehen dürfen.

Nachträgliche Zusätze

(abgeschlossen am 10. April 1922)

1. Allgemeines über den Ruhekern und seine äußere Morphologie

Zu Seite 7.

Die Realität besonderer Kernfortsätze wird von ÅKERMANN (1915) abgelehnt, der die wichtigeren Objekte, bei denen solche beschrieben waren, selbst studierte. Er möchte durchweg in den „Strängen" nur cytoplasmatische Fasern sehen, die in eine gleichfalls cytoplasmatische eng um den Kern gelegene Schicht einmünden. Ferner leugnet ÅKERMANN, daß von MIEHE der Beweis bezüglich der Passivität der Kernform bei *Hyacinthus* erbracht ist, weil der Nucleus die gleiche „Spindelform" auch dann annimmt, wenn infolge von niederen Temperaturen die Plasma„stränge" zum Verschwinden gebracht sind.

Zu Seite 13.

„Kometenkerne" beschreiben auch F. u. MAD. MOREAU (1919, S. 69) in den Kernen der Ascosporen von *Peltigera horizontalis*. Sie bilden sich aber später in gewöhnliche Nuclei um.

Zu Seite 15.

Speciell die *Fucus*-Spermatozoen wurden neuerdings auch von MANGENOT (1921) untersucht. Dieser differiert im einzelnen zwar mit MEVES' Auffassung, betont jedoch wie letzterer, daß die körnigen Plastosomen hier einen, wenn auch nicht compacten, „Nebenkern" vortäuschen. Er lehnt infolgedessen die ältere Vorstellung ab, wonach ziemlich das ganze Spermatozoid bei *Fucus* aus Kernsubstanz bestände.

Zu Seite 19.

Lappungen bei Kernen in Inflorescenzachsen und anderen Organen zahlreicher Mono- und Dicotylen erwähnt Miß ARBER (1920). Interessant ist, daß diese meist nur in zweikernigen Zellen auftraten, und zwar bei einem der beiden Kerne, während der andere unverändert blieb. Die Kernpolymorphie zeigte hier wohl ebenso wie bei den im Text behandelten Fällen eine Senilität an. Nicht aufgeklärt ist hingegen, warum gelegentlich selbst anscheinend „gesunde" Kerne, die auch für Sekretionen, Drüsentätigkeit usw. nicht in Frage kommen, gleiche Lappungen zeigen, so in der Epidermis von *Hemerocallis* oder in den jungen Wurzeln, Stolonen und Blättern von *Stratiotes*. Eine Senilität ist hier doch nicht gut anzunehmen.

2. Die chemische Organisation des Ruhekernes

Zu Seite 43.

Für die Streitfrage, ob die physikalischen oder die chemischen Momente bei der Färbung die Hauptrolle spielen, vgl. man vor allem

die neuerliche Zusammenstellung von MICHAELIS (1920). Er weist darauf hin, daß die Gegensätze geringer sind, als das viele denken. Um Adsorptionswirkungen handelt es sich immer. Die, bei welchen chemische Umsetzungen stattfinden, nennt er „Austauschadsorptionen". Nur bei soliden Medien, wie z. B. adsorbierender Kohle, kommen gar keine chemischen Wirkungen in Frage; Kolloide dagegen, wie die Eiweißstoffe, könnten durch die Art und Weise ihrer Adsorption sogar Rückschlüsse auf ihre chemische Natur gestatten. „Elektronegative Adsorbentien (d. h. „saure") adsorbieren basische Farbstoffe, „elektropositive" (d. h. „basische") dagegen saure. Das müßte man sich in Form der EHRLICHschen Seitenketten vorstellen.

Dagegen wendet sich nun mit aller Schärfe KELLER (1921). Nicht der saure oder basische Charakter der Eiweißkolloide, sondern einzig und allein der der Farblösung wirkt entscheidend auf die Färbung ein. Basische wie saure Farbstoffe wandern vielmehr nach ihm alle in basischer Lösung zur „Anode", in saurer zur „Kathode", d. h. nach den Orten der Zelle, in der die positiven resp. negativen elektrischen Ladungen lokalisiert sind.

Ausdrücklich sagt aber auch Keller, daß besonders bei längerer Fixierung die Eiweißkolloide so verändert werden, daß dann bei der Färbung der „elektrische" Charakter hinter der rein „chemischen" Wirkung der Fixationssubstanzen zurücktritt.

Zu Seite 51 (Anm. 2).

Für Nucleolus-Reaktionen vgl. noch die Zusammenfassung bei W. ZIMMERMANN (1921, S. 279). Dieser Autor wies für *Volvox* darauf hin, daß die Nukleolen hier in starken Säuren „mindestens zum großen Teil löslich" sind.

Für die Reaktionen der Nukleolen von *Cucurbita* mit den verschiedensten Chemikalien vgl. man auch die tabellarische Zusammenstellung bei UNNA und FEIN (1921).

Zu Seite 52.

Neuerdings möchte wieder MODILEWSKI (1918), wenigstens für die durch Fusion zahlreicher kleinerer Nukleolen entstandenen großen Kernkörperchen in den Prophasen der heterotypen Teilung, zweierlei Bestandteile annehmen: einmal die eigentliche Nukleolarsubstanz, identisch mit der in den somatischen Kernen, dann aber ein zweites Element von der Form einer Sichel, welche „on the permanent nucleolus as a cap" ruhe. Er nennt diesen Teil des Kernkörperchens den „accessorischen Nukleolus" und gibt an, daß sich seine Substanz genau wie Chromatin färbe. Sollte es sich nicht auch wirklich einfach um bei der Fixierung auf den Nukleolus niedergeschlagene Nucleine handeln? Das erscheint mir um so wahrscheinlicher, als der „accessorische Nucleolus" seine Substanz schon während der „Diakinese" völlig an die Chromosomen abgeben soll.

Ferner sei auf die neueste Arbeit von UNNA und FEIN (1921) hingewiesen, in welcher die Autoren bezüglich der Zusammensetzung der pflanzlichen Nukleolen *(Cucurbita)* zu anderen Resultaten kommen als UNNA in seinen früheren Studien an tierischen Kernen. Ein Globulin konnte ebensowenig wie Chromatin unterschieden werden. Das basophile, also saure, Eiweiß wird von den beiden Autoren jetzt als Cytose

angesprochen, von dem oxyphilen nur gesagt, daß dafür zwei untereinander nahe verwandte basische Eiweiße in Betracht kämen.

Zu Seite 56.

Was die „autolytische" Wirkung von Nucleasen anlangt, so macht W. ZIMMERMANN (1921) darauf aufmerksam, daß in den Kernen von *Volvox* nicht nur das Chromatin des Außenkerns sich löst, sondern daß auch die nichtchromatinhaltigen Nukleolen bei Autolyse „zum mindesten sehr stark angegriffen" werden, ganz im Gegensatz zu dem Verhalten bei den höheren Pflanzen. Handelt es sich vielleicht bei *Volvox* um Fermentgemische?

Zu Seite 57.

LOEW möchte indirekt nachweisen (s. Literatur oben S. 684), daß im Kern Calcium vorhanden ist, dadurch daß er kalkfällende Salze (Kalioxalat, Fluornatrium, pyro- und metaphosphorsaures Natrium usw.) auf die Zelle einwirken läßt. Nach kurzer Zeit beobachtete er eine starke seitliche Contraction des Nucleus, und er schließt daraus, daß die genannten Chemikalien das durch plötzlichen Entzug der Ca-Salze vollbracht haben.

3. Die morphologische Struktur des Ruhekerns

Zu Seite 61/62.

ENTZ (1921) beschreibt aber neuerdings, daß selbst bei *Ceratium* der wirkliche Ruhekern, wie er z. B. in den Cysten sich vorfindet, feinkörniges Aussehen hat und die färbbare Substanz hier auf zahlreiche „Kügelchen" verteilt ist. Die Entmischung der Kernkolloide und die Formierung von Fäden würde wohl immer schon den Beginn einer Prophase bedeuten. Auch CHATTON (1921) gibt an, daß der Kern bei dem parasitischen *Syndinium* lauter chromatische „Einzelkügelchen" enthalte und erst in einem späteren Stadium die charakteristischen Fäden aufwiese.

Zu Seite 65 (Anm. 2).

Vgl. auch LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 45).

Zu Seite 66.

Sehr ausgesprochene Chromocentren in den Tapetenkernen von *Lactuca* beschreiben GATES und REES (1921, S. 384). Die Autoren weisen auch darauf hin, daß ihre Zahl nicht mit der der Chromosomen übereinstimmt. Sonderbarerweise erwecken sie oft den Anschein, als ob sie längsgespalten wären (vgl. auch oben S. 528). Umgekehrt zeigte sich (wie bei der von uns oben beschriebenen *Musa*) nach SUESSENGUTH (1921) in den somatischen Kernen von *Dioscorea, Thalia* usw., welche deutliche Chromocentren in variabler Zahl besitzen, die Neigung, nur die der haploiden Chromosomenzahl entsprechende Menge herauszubilden.

Zu Seite 73.

DOFLEIN (1922) schränkt neuerdings den Karyosom-Begriff auf diejenigen Protisten-Nukleolen ein, welche kein Chromatin enthalten. Gerade umgekehrt hatten manche älteren Forscher nur die chromatinhaltigen Nukleolen Karyosome genannt. Ich halte beides nicht für praktisch.

Zu Seite 79.

Sehr sonderbar muten zunächst die Angaben an, die VAN WISSELINGH (1921, S. 275) für den Aufbau der Nukleolen bei *Spirogyra* bringt. Bei Behandlung mit Chromsäure isolierte er hier nämlich „ein Netz- oder Fadenwerk . . ., in dem man dickere Teile und feine Fädchen unterscheiden kann. Wenn die Chromsäure etwas länger einwirkt, fällt das Netzwerk durch Auflösung der feineren Teile auseinander. Als Reste findet man dann nach Färbung mit Bayers Blau extra grünlich perlschnurförmige Fädchen und Körner, die manchmal noch durch feine Fädchen miteinander verbunden sind. Zwischen dem Fadenwerk oder Netzwerk befindet sich eine Substanz, die sich in der Chromsäurelösung auflöst" (vgl. auch die Zusammenfassung S. 304—309).

Zu Seite 90 (Anm. 2).

Auch die sogenannten „Kristalloide", die KRAMÁŘ (1901) in den von einer Mykorrhiza infizierten Epidermiszellen der *Pirola*-Wurzeln in den Nukleolen sieht, sind mir sehr verdächtig. Ich möchte sie für einfache Vakuolen halten (vgl. oben S. 80).

Zu Seite 96.

Recht beachtenswert erscheinen mir auch die Resultate, die SEIFRIZ (1921) bei Anwendung der sogen. „Microdissection"-Methode betreffs des Vorhandenseins einer Kernmembran erhielt. Es handelt sich dabei um die Zerlegung des lebenden Plasmas mit Hilfe feiner Glasnadeln, die es ermöglichen, so scharfe Schnitte zu machen, daß eine Zertrümmerung des Aufbaus oder Zerquetschung des Ganzen so gut wie völlig vermieden wird. Besonders deutlich war freilich die Kernmembran an „in degeneration" begriffenen Kernen, dann konnte sie selbst „as a thin though quite resistant veil" abgezogen werden (vgl. auch SHARP 1921, S. 64). In einer Besprechung der Arbeit betont RUHLAND (1922), daß es sich für ihn bei der genannten Membran nur um „das Oberflächenspannungshäutchen eines kolloiden Systems handelt, das sich gemäß dem bekannten GIBBSschen Theorem in chemischer Zusammensetzung und physikalischer Beschaffenheit" vom sonstigen Plasma unterscheiden würde. Dabei hat RUHLAND freilich nur die eine der beiden von uns im Text betonten Möglichkeiten ins Auge gefaßt und eine chemische Wechselwirkung zwischen Karyolymphe und Cytoplasma in Form einer „festen" Ausfällung nicht in Betracht gezogen.

Zu Seite 97.

Auch ÅKERMANN (1915) meint, daß sämtliche an fixiertem Material beobachteten Kernmembranen auf Kunstprodukte zurückzuführen seien. An lebendem Material hätte er niemals ein distinctes Häutchen gesehen. Trotzdem könnten gemäß unseren Ausführungen „Niederschlagsmembranen" vorhanden sein, nur seien sie so dünn, daß sie mit unseren optischen Hilfsmitteln nicht nachzuweisen wären.

Zu Seite 98.

Besonders sei auf die Algengattung *Spirogyra* hingewiesen, bei der nach der Meinung vieler Forscher eine sehr dicke Kernmembran vorhanden sein soll: vgl. die Zusammenfassung bei VAN WISSELINGH 1921, S. 297 ff. Der holländische Autor erhielt durch Zusatz von Kaliumnitrat.

Chloralhydrat, Phenol oder Äther sogar ähnliche Bilder, wie sie MOLISCH bei seinen „Blasenkernen“ sah. Doch faßt er wohl mit Recht die „Membranen“ hier als ein Präcipitat aus dem Cytoplasma auf. Wir sind ja der Ansicht, daß evtl. immer die Kernwände als Niederschlagsmembranen erklärt werden können. In VAN WISSELINGHS Fall hätten wir dann solche, die mit den unter normalen Bedingungen vorkommenden nicht identisch sind.

Zu Seite 99.

Besser als TRAUBES künstliche Zellen sind nach SEIFRIZ (1921) die „Membranbildungen“ zum Vergleich heranzuziehen, welche man nach QUINCKE bei Interaktion von HCl und Na_2SiO_3 erhält. Denn diese könnten noch für Monate flüssig bleiben, wie das ja bei den cyto- und karyoplasmatischen Membranen der Fall ist. Wir möchten indes darauf hinweisen, daß gerade die im Text von uns erwähnte „pathologische“ Membranbildung im Gegensatz dazu besser mit den Ferrocyankupfer-Membranen von TRAUBE zu erklären ist.

4. Der Ruhekern als Komponente des lebendigen Zellganzen

Zu Seite 106.

In den angegebenen monströsen Zellen, in denen „zu viel Cytoplasma“ da zu sein scheint, könnte nach LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 97) dieses vielleicht erst das abnorm große Kernwachstum nach sich ziehen, so daß letztenfalls die Zellgröße nicht durch den Zellkern bestimmt wird, sondern umgekehrt dieser erst durch das Cytoplasma in seiner Größe festgelegt wird.

Zu Seite 108.

Auch kann zweifellos die „Wirkungssphäre“ eines Kerns zuweilen „sich ohne Zweifel recht weit über den Bezirk erstrecken, der ihr durch die morphologische Abgrenzung zugemessen zu sein scheint“ (LUNDEGÅRDH 1921/22, S. 87).

Zu Seite 110.

Von den Anschauungen UNNA'S[1]) hat THÖRNER (1921) neuerdings einen zusammenfassenden Bericht gegeben. Darnach scheint gegenüber den von H. SCHNEIDER (1913b, 1914a) gehegten Zweifeln die Rongalitweiß-Methode doch auch bei strengem Ausschluß des Luft-Sauerstoffs den Kern als Oxydase- resp. Peroxydase-Producenten zu erweisen. Die speziellen Vorstellungen darüber, wie der molekulare Sauerstoff durch das „reduzierende“ Cytoplasma hindurch an den Kern gelangen könnte, sind indes hier nicht anzuführen. — Die Kolloidchemiker mögen ferner entscheiden, wieweit R. KELLERS (1921) Zweifel bezüglich der Bedeutung von UNNAS Färbungen gerechtfertigt sind. Er weist darauf hin, daß UNNA nur „Anoden“orte herausdifferenziert hat, d. h. solche, in denen „positive“ elektrische Ladungen in der Zelle anzunehmen sind. — Weitere zoologische Literatur über den Kern als „Oxydationscentrum“ s. bei SHARP (1921, S. 70).

[1]) S. a. UNNA u. FEIN (1921), die hier auseinandersetzen, daß die Nukleolen der höheren Pflanzen nicht Globulin + Chromatin enthalten; vgl. oben Zusatz zu S. 52.

Zu Seite 116.

Zu erwähnen ist auch kurz die Beschreibung von KRAMÁŘ (1901) über die Mykorrhiza von *Pirola rotundifolia* und *minor*. In der infizierten Epidermis werden die Kerne lappig, „und ihre Lappen erreichen manchmal eine so bedeutende Größe, daß sie leicht zu einer irrtümlichen Annahme von Mehrkernigkeit verführen könnte“. Etwas später als die Epidermiszellen werden auch die Zellen des Grundgewebes infiziert. KRAMÁŘ beschreibt näher, wie hier der Inhalt schließlich aufgezehrt werden kann. Am interessantesten ist dabei die Tatsache, daß er in den späteren Studien den Eindruck hatte, „als ob einzelne Fäden in das Kerninnere eingedrungen wären“. Siehe ferner die Publication von YOUNGKEN (1920) für die *Myrica*-Knöllchen und die hier gebrachten (S. 373) kurzen cytologischen Angaben, aus denen die Wirkung des *Actinomyces* auf den Wirtszellkern hervorgeht.

CAMPBELL (1921, S. 142) zeigte dagegen conform unseren sonstigen Kenntnissen über diese Pflanzenklasse (s. die Ausführungen im Text), daß die Kerne der Prothallien von *Botrychium obliquum* unter dem Einfluß des Mykorrhizapilzes nicht verändert werden.

Zu Seite 124.

Auch bei Exkretzellen findet sich starke Kernvergrößerung. Neben den oben (S. 22) erwähnten Zellen, die SiO_2 absondern, seien besonders die in Schleimbehältern genannt. Solches beschreibt z. B. eingehender STEWART (1919) für die Schleimzellen von *Rhipsalis*. — Ebenso gibt WALTER (1921, S. 193) bei den Innenzellen der Ampelideen-Perldrüsen eine „ungewöhnliche“ Vergrößerung des Kernes an.

Zu Seite 127.

Für Periplasmodiumkerne *(Arum)* s. auch speziell die neuesten Studien von JACOBSON-PALEY (1920d) und die hier beschriebenen eigenartigen Form- und Strukturänderungen der Nuclei.

Für das „Endothel“ gebraucht ASPLUND (1920, S. 42) den Ausdruck „Mantelschicht“. Er beschreibt deren charakteristische Ausprägung bei den von ihm untersuchten Valerianaceen.

Zu Seite 132.

Es ist von Interesse, daß bei der Gesneracee *Klugia zeylanica* im Chalazalhaustorium der Kern „kaum hypertrophiert“ ist und das Cytoplasma sehr feinkörnig bleibt. Das Mikropylarhaustorium erhält gar nur sehr geringe Größe. Wir haben es jedenfalls mit einem Endgliede in der entsprechenden hierfür aufzustellenden „phylogenetischen Reihe“ zu tun.

Zu Seite 133/134.

Für Gramineen-Antipoden vgl. noch die Ausführungen von WHEATHERWAX (1919b) für *Zea*, für die der Compositen die Zusammenfassungen bei SMALL (1919) und CARANO (1921); s. a. ASPLUND 1920. CARANO leugnet übrigens, daß ihm bei der Beschreibung von Antipoden Verwechselungen mit ganzen Makrosporen unterlaufen seien.

Für die Rubiacee *Putoria calabrica* gibt PIERPAOLI (1917) das Vorhandensein von mehr als 3 Antipoden an und schreibt ihnen nach dem Aussehen ihrer Kerne Haustorialcharakter zu.

Zu Seite 138.

Ebenso halte ich die neueren Angaben POTTIERS (1921a, b) über den Austritt chromidialer Substanz aus den Kernen der Eizelle sowie der Kanalzellen und der diese umgebenden Zellen des Archegonhalses bei *Mnium* für irrig. Es handelt sich m. E. dabei nur um Fixierungsartefakte.

Die Arbeit von SINOTO (1921) „on the extrusion of nuclear substance in *Iris japonica*" kann ich leider nicht berücksichtigen, da sie japanisch geschrieben ist und kein in europäischer Sprache abgefaßtes Résumé enthält.

Zu Seite 141.

Für chemotaktische Plastidenanziehung an den Kern vgl. ferner LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 84).

Zu Seite 146.

TSCHACHOTIN (1920) vermochte bei tierischen Zellen durch Anwendung ultravioletter Strahlen den Kern allein abzutöten. Er hofft, daß die Zerstörung lebender Substanz so eng begrenzt wird vorgenommen werden können, daß selbst nur einzelne Chromosomen davon betroffen werden. Ein Ausbau dieser Methodik könnte von großer Wichtigkeit auch für das Verständnis des Zusammenlebens von Kern und Cytoplasma in der Pflanzenzelle sein.

Zu Seite 151.

Die „Verbindungsfäden" zwischen Kern und Chloroplasten sieht ÅKERMANN (1915) für rein cytoplasmatische an.

Zu Seite 153.

An einen intranucleären Ursprung der Centriole bei den Phycomyceten glauben z. B. MÜCKE (1908b) und MURPHY (1918) im Gegensatz zu KRÜGER (1910); vgl. oben S. 287/288. Von einer intranucleären Entstehung der Centriole bei den Basidiomyceten ist ferner Frl. BENSAUDE (1918) überzeugt; vgl. oben S. 293.

Zu Seite 157.

DOFLEIN (1922) beschreibt neuerdings speziell bei *Ochromonas granularis*, wie hier zwischen dem „Basalkorn" am Fuße der Geißel und dem Kern ein 3- oder 4-eckiges Feld scharf abgegrenzt erscheint, in dem das Cytoplasma eine etwas von dem anderen abweichende Beschaffenheit hat. Innerhalb des Feldes fallen einige deutliche Stränge auf, für die der Autor eine besondere „stereoplasmatische" Modifikation verantwortlich macht.

Zu Seite 159.

STORK (1920) sieht in den Basidien von *Aleurodiscus* nicht die typischen „Fasern", welche die Kerne mit dem Ort der Basidiosporenanlage verbinden. Er ist geneigt, sie auch wo sie vorhanden sind, als relativ unwichtig hinzustellen.

Zu Seite 161.

Für Einwanderung des Kerns in die Thyllen, und zwar bei *Monstera, Scindapsus, Pothos* und *Philodendron*, s. GERTZ (1916, S. 23ff).

Zu Seite 163.

Malinowski (1913b) macht darauf aufmerksam, daß nicht nur die Lage des Kerns auf die „Hornbildung" von *Ceratium hirundinella* von Einfluß sein kann, sondern auch die ganze Zellform. Für diese ist aber eine bestimmte Kernform charakteristisch.

Zu Seite 177.

Zu der sog. „Cytomixis" s. a. Modilewsky (1918) für die Pollen-Mutterzellen von *Neottia nidus avis*, Gates (1920), sowie Gates und Rees (1921) für *Lactuca* und Yasui (1921) für *Papaver*. Der erst- und der letztgenannte Forscher sind gleich uns von der artifiziellen Natur der Erscheinung überzeugt, während Gates und Rees die Entscheidung darüber noch in der Schwebe lassen wollen.

Zu Seite 182.

Lundegårdh (1921/22, S. 90) hält auch das Vorhandensein einer Aerotaxis des Zellkerns für möglich (Annäherung der Epidermiskerne an die Außenwand).

Zu Seite 183.

Vgl. ferner die historischen Angaben über die Geschichte der Zellteilung bei Lundegårdh (1921/22, S. 38ff.).

Zu Seite 192.

Eine ähnliche Querwandbildung wie bei *Coleus Rehneltianus* nach Plasmolyse oder wie bei *Pelargonium* nach Verwundung erzielte Haberlandt (1921b, S. 702) neuerdings auch im Embryosack von *Oenothera Lamarckiana* nach leichtem Quetschen des Fruchtknotens.

Zu Seite 201.

Nach Håkansson (1921, S. 258) verhält sich auch *Schizocapsa plantaginea* wie das im Text erwähnte *Eriocaulon*, d. h. die schmale Mikropylar- und Chalazal-Region des Embryosacks füllt sich zuerst durch Kammerung mit Endospermgewebe. Erst später folgt dann die Mitte des Embryosackes nach.

Zu Seite 205.

Die Einschnürung der Pollen-Mutterzellen von außen nach innen, wie sie neuerdings C. H. und W. K. Farr beschrieben (s. Text), ist auch sehr ausgeprägt bei *Lactuca* zu beobachten (Gates 1920, Gates und Rees 1921). Die Autoren betonen aber genau wie wir, daß kein Anlaß vorliegt, diesen Typus nun überall bei der Tetradenteilung anzunehmen. — Simultanteilung der Pollen-Mutterzellen bei den monokotylen Taccaceen wurde auch von Håkansson (1921) nachgewiesen.

Zu Seite 214.

Vergl. ferner die neuesten Funde von Stålfelt (1921, S. 69), der die Wandbildung in den Wurzelzellen von *Pisum* bei Stickstoffzuführung „langsamer oder wenigstens relativ langsamer als die übrigen Teilungsreaktionen" verlaufen sah. Die Ursache dürfte der Sauerstoffmangel gewesen sein. Analysieren wir noch weiter, so dürfen wir vielleicht in der verschiedenstarken „Gelatinierung" des Cytoplasma, die während der normalen Kernteilung immer bis zu gewissem Grade

vorhanden ist, den Grund für Ausbildung oder Nichtausbildung der Zellwände nach erfolgter Kernteilung suchen. Von dieser Gelatinierung, dem Auftreten der „Spindelsubstanz", sprachen wir oben eingehend (s. Kap. 5d, f, g). Und ebenso wird diese Vorstellung durch die Resultate der „Microdissection-Methode" unterstützt (vgl. Zusatz zu S. 96). Ist die „Gelatinierung" zu stark, wie z. B. bei Verbringung in hypertonische Salzlösungen (für tierische Eier), so kann die Wandbildung ganz unterbleiben. Die Tatsache, daß Narkotica in schwachen Dosen die Teilungsfähigkeit der Zelle, somit auch die Wandbildung, anregen, kann damit erklärt werden, daß das Cytoplasma dabei eine Permeabilitäts-Steigerung erfährt, welche erst bei stärkerer Konzentration zu Schädigungen führt (s. besonders die Zusammenfassung bei LEVY 1921, S. 107; ferner die Ausführungen bei FR. WEBER 1921). Endlich weisen noch VLÈS u. DRAGOIN (1921) sowie DRAGOIN u. VLÈS (1921) darauf hin, daß, wenigstens bei Seeigeleiern, Außenflüssigkeiten von stärkerem osmotischen Druck zunächst die Kernteilungen noch nicht alterieren, aber die Zellteilung unterdrücken.

Zu Seite 216.

Konstant zweikernige Antipodenzellen finden sich bei einigen Valerianaceen (ASPLUND 1920; hier auch eine Zusammenfassung der Angaben über mehrzellige und mehrkernige Antipoden).

Zu Seite 217.

Vergl. auch das eingehende historische Résumé von BEER und ARBER (1920) über mehrkernige Zellen. Die dort aufgeführten Arbeiten sind die gleichen, die auch wir erwähnten. Außerdem ist an den Fund von PIGOTT (1915) erinnert, wonach in den holzigen Zellen der Fruchtknotenwand von *Nothopanax arboreum* Vielkernigkeit herrscht.

Zu Seite 218.

Neuere Fälle von transitorischer Binuclearität bringt vor allem Miß ARBER (1920) für zahlreiche Di- und Monokotyle. Sie wendet sich aber energisch gegen die Annahme von Kernfusionen und glaubt vielmehr an die Degeneration eines Kerns, so daß dadurch dann Einkernigkeit hergestellt wird (*Eremurus*, *Hemerocallis*, *Alisma* usw.).

Zu Seite 219.

Vielleicht sind auch solche Fälle noch „phylogenetisch" zu verstehen, wie sie SCHÜRHOFF (1922) für das Pollenkorn von *Eichhornia crassipes* beschreibt. Hier teilt sich nämlich der vegetative Kern ganz regelmäßig in zwei. Ob es sich dabei um den Versuch zu einer Art „Prothalliumbildung" handelt?

Zu Seite 220.

Sechskernige Embryosäcke als Übergänge vom 4- zum 8-Kern-Typus finden sich nach BARANOW (1915) bei den Orchideen *Spiranthes australis* und *Serapias pseudocordigera*, nach MODILEWSKI (1918) bei *Neottia nidus avis*.

Zu Seite 221.

16kernige Embryosäcke infolge Ausbleibens der Wände zwischen den Tetradenzellen gibt ASPLUND (1920, S. 59) für sterile Samen-

anlagen von *Valeriana alliariifolia* an. Vielleicht können infolge eines überzähligen Teilungsschrittes hier selbst 32kernige Embryosäcke resultieren. Da auch die Antipodenkerne sich noch mehrfach zu teilen vermögen, werden so schließlich bis zu 50 Nuclei in einem Embryosack vor der Befruchtung vereinigt. — Ferner sah CARANO (1921) als Ausnahme bei *Erigeron Karwinskianus var. mucronatus* und *Tanacetum vulgare* Embryosäcke, die „auf dem Wege zum 32kernigen" waren. Wenigstens hatten sich einige Kerne in einem neuen Teilungsschritt geteilt, und es ließen sich bis zu etwa 20 pro Embryosack beobachten. — Ein wohl aus zweien zusammengesetzter einheitlicher Embryosack fand sich endlich einmal bei der Taccacee *Schizocapsa plantaginea* (HÅKANSSON (1921, S. 215). Hier waren zwei freie Eikerne, zwei Synergidenzellen, ein Polkern und sieben Antipodenzellen aufzufinden.

Zu Seite 223.

Bezüglich der verschiedenen Kernzahl pro Zelle bei nahen Verwandten vgl. a. die neuerlichen Angaben von F. und Mad. MOREAU (1919, S. 41). In den Markhyphen von *Peltigera spec.* sind im allgemeinen mehrere Kerne, bei *Peltidea aphthosa* dagegen nur zwei, bei *Peltigera polydactyla, Solorina saccata* und *Nephromium spec.* nur einer.

Ähnlich wie HIRMER für Basidiomyceten stellen sich F. und Mad. MOREAU (1919) für die Peltigeraceen den allmählichen Übergang vom vielkernigen Ascogon zu den zweikernigen Spitzenzellen der ascogenen Fäden vor (vgl. dazu den Zusatz zu S. 494).

Zu Seite 229.

Für echte Periplasmodiumbildungen füge hinzu: Araceen, und zwar *Arum maculatum* (JACOBSON-PALEY 1920 d), Valerianaceen (ASPLUND 1920). Ob auch O'NEAL (1920) bei *Datura Stramonium* derartiges sah, ist mir noch nicht klar geworden. Der Zellinhalt der Tapetenzellen soll freilich ins Pollenfach ausfließen. Aber die „tapetal nuclei are not abundant in the periplasm, sometimes they may be seen as elongate, irregularly shaped structures, similar to those described by PICKET for *Arisaema*, but more frequently as mere darkly staining fragments. No amoeboid forms were found". Darnach könnten die fraglichen Bilder doch vielleicht auch auf Degenerationen zurückgeführt werden. Sicher dürfte *Lactuca* (GATES 1920, GATES u. REES 1921) kein echtes Periplasmodium besitzen, sondern sich höchstens wie das von uns (TISCHLER 1915a) untersuchte *Silphium* verhalten.

Zu Seite 232.

Vgl. noch besonders die Angaben YAMANOUCHIS (1913c, 1921, S. 95) über die plurinucleäre Placenta bei *Corallina*.

5. Die typische Kernteilung

Zu Seite 233ff.

Vgl. auch die historische Behandlung des Stoffes bei LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 41—48).

Zu Seite 240.

Die neuesten Untersuchungen HABERLANDTS (1921b, c, 1922) zeigen, daß es auch möglich ist, durch Einwirkenlassen von Wundhormonen,

oder, wie er jetzt zu sagen vorschlägt, von „Nekrohormonen“ Callusblasen, thyllenähnliche Gebilde, ja selbst Adventivembryonen aus Zellen des Nucellus bei *Oenothera Lamarckiana* hervorzurufen. Die Bilder ähnelten denen sehr, die wir selbst (TISCHLER 1912) bei einigen in Ceylon und Java gesammelten Varietäten von *Ananassa sativa* „spontan“ auftreten sahen. HABERLANDTS Methodik bestand darin, daß er durch Anstechen den ganzen Fruchtknoten verwundete. Daneben erzielte er auch durch einfaches Quetschen des Ovars Produktion von Reizstoffen, die sogar einmal die Eizelle zur parthenogenetischen Teilung zu bringen vermochten. Freilich stand nach der ersten Teilung des Kerns und der Zelle das weitere Wachstum dieses „haploiden“ Embryo still. Ferner vermochte sich unter Umständen der Embryosack mit einer Art „Wundendosperm“ anzufüllen. Dabei wurde eine andere Entwicklungsbahn als die normale eingeschlagen (vgl. ferner die Erfahrungen von NĚMEC 1910a an narkotisiertem *Larix*-Pollen, auf die wir oben S. 248 eingingen). HABERLANDT ist nun der Überzeugung, daß auch die normale Parthenogenese (Ooapogamie) erst durch die Einwirkung ähnlicher Nekrohormone möglich gemacht wird. Er fand, daß z. B. in den Embryosäcken von *Taraxacum officinale* sowie von *Hieracium flagellare* und *aurantiacum* auffällig frühzeitiges Absterben einzelner Zellen des „Endothels“ oder der Synergiden einsetzte. Bei normalgeschlechtlichen Compositen konnte ersteres ganz unversehrt bleiben, letztere erst sehr spät degenerieren. Die Hormone der absterbenden Zellen würden somit hier das gleiche veranlassen wie in HABERLANDTS Experimenten mit *Oenothera*. Die Übereinstimmung erstreckte sich selbst bis auf die Bildung von „Wundendosperm“ (bei *Hieracium flagellare*,, *Hypochoeris radicata* u. a.); ja aus diesem konnten sogar Embryonen ihren Ursprung nehmen. Damit ist die Möglichkeit des Endosperms, in gleicher Weise wie der Nucellus, Embryonen zu erzeugen, zum ersten Male exakt erwiesen[1]). Denn die alten Daten über Embryobildung aus Endospermgewebe bei *Balanophora* wurden ja von A. ERNST (1914) als irrig nachgewiesen.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei der ooapogamen *Marsilia Drummondii*. Hier sucht HABERLANDT wahrscheinlich zu machen, daß die desorganisierten Hals- und Bauchkanalzellen für die Produktion der Nekrohormone in Betracht kommen. Die Zellen verschleimen hier nicht, wie bei den normal sexuellen Species, sondern sterben in anderer Weise ab. Von Interesse ist ferner, daß in der Wand zwischen der Eizelle und der anliegenden Bauchkanalzelle ein deutlicher Porus vorhanden ist, durch den die Hormone in das Ei hineindiffundieren könnten. Ähnlich wie *Marsilia* dürften sich vielleicht auch die *Selaginella*-Arten verhalten, die ihre Sexualität verloren haben. Eine cytologische Untersuchung steht hier überhaupt noch aus.

Für die parthenogenetischen Farne (s. oben S. 548) *Athyrium filix femina var. clarissima* BOLTON, wohl auch *var. uncoglomerata* und *Scolopendrium vulgare var. crispa Drummondae* möchte HABERLANDT endlich an die abgestorbenen Spermatozoiden denken, die sich im Archegonkanal befinden. Denn die Archegonien selbst werden hier typisch an-

---

[1]) Bereits ROSENBERG (1907a, S. 162) hat, worauf HABERLANDT hinweist, das schon einmal für *Hieracium excellens* angegeben, aber keine nähere Beschreibung gemacht.

gelegt, verschleimen auch und lassen einen normalen Zugang zur Eizelle erkennen. Ähnlich hatte ja schon vor Jahren H. WINKLER (1901) gezeigt, daß durch Sperma-Extrakt (also vielleicht Nekrohormone enthaltend!) Teilung der Eizellen angeregt werden kann.

HABERLANDT sucht den naheliegenden Einwand, warum nicht immer Nekrohormone die Teilung der Eizelle anregten und die Parthenogenese bei allen Arten obligatorisch machten, dadurch zu entkräften, daß er meint, für gewöhnlich würden die Hormone aus den absterbenden Zellen zu spät gebildet, als daß die alternde Eizelle noch darauf mit Kern- und Zellteilung reagieren könnte.

— Für die inducierte Parthenogenese bei tierischen Eiern weist VOSS (1921) darauf hin, daß z. B. beim Frosch eine wesentlich bessere Entwicklung möglich ist, wenn die Eier nicht nur mechanisch durch eine Glasnadel angestochen, sondern auch noch mit einer Aufschwemmung von Blut, Organbrei, Sperma usw. bestrichen werden. Er meint, daß es sich dabei um die Einführung von Oxydasen handle.

Zu Seite 241.

Man vergl. auch die Untersuchungen von TAYLOR (1920b) über Bildung von „Cambien" nach bestimmter Behandlung der Gewebe (Verwundung oder Injektion mit bestimmten Stoffen). Dabei ist es von Interesse, daß TAYLOR sagt, die „chemische Reizung" würde ausgelöst, wenn sie genügend stark ist „to cause tissue destruction" und dadurch einen Effekt ähnlich wie die mechanische Reizung verursacht. Damit können wir aber wieder an HABERLANDT anknüpfen.

Zu Seite 245.

VAN WISSELINGH (1903, S. 227, 1921, S. 341) weist darauf hin, daß bei zwei- bis mehrkammerigen Zellen von *Spirogyra*, d. h. also Zellen, die nur durch unvollständige Wände geteilt sind, zuweilen eine kleinere Zeitdifferenz in den Teilungen der einzelnen Kerne konstatiert werden kann. „Auf Grund dieser Beobachtung nehme ich an, daß das Cytoplasma in den verschiedenen Kammern etwas verschieden ist, was mit der verschiedenen Quantität der Chromatophoren in den Kammern zusammenhängen kann." Außerdem können natürlich noch andere Faktoren beteiligt sein.

Miß ARBER (1920) bemerkte, daß in mehrkernigen Zellen mancher Stämme (so ausgesprochen bei *Eremurus himalaicus* und *Morus nigra*), deren Nuclei scheinbar unter ganz identischen Verhältnissen leben, der eine Kern sich teilen kann, der andere nicht mehr. Es handelt sich dann wohl aber immer bei letzteren um den Beginn der physiologischen Degeneration (vgl. oben Zusatz zu S. 218).

Zu Seite 246.

M. HARTMANN (1921, S. 246ff.) berichtet eingehender über die sogenannten „überstürzten" Teilungen bei Depressionszuständen von *Eudorina elegans*. Dabei erzeugen „Verunreinigungen, höhere Konzentrationen der Nährlösung, Niederschläge am Kulturglas und chemische Veränderungen desselben, sowie Wirkung ununterbrochener Beleuchtung . . . meist genau die gleichen Folgen". Die Kerne und Zellen wachsen dabei nicht auf ihre Normalgröße heran, und es resultieren „Zwergkolonien". Die Zell- und Kernteilung selbst wird aber hierdurch nicht

verändert, auch die Kernplasmarelation ist nicht wesentlich verschoben, die Teilung setzt nur auf einem früheren Wachstumsstadium der Zelle ein.

Zu Seite 250.

Von Interesse ist die Angabe Miß MACPHERSONS (1921), daß bei *Calystegia Sepium* ungewöhnlich oft neben der befruchteten Eizelle Ansätze zu Polyembryonie zu sehen sind. Sie meint, daß es sich dabei um parthenogenetisches Auswachsen der Synergiden handeln wird. — Für parthenogenetische Teilung des Endospermkerns vgl. man Zusatz zu S. 240 (HABERLANDT 1921b, c).

Zu Seite 251.

Gleichzeitige Teilung von Eizell- und Endospermkern gibt ASPLUND (1920, S. 52) für *Valeriana* an. Bei dem parthenogenetischen *Hieracium aurantiacum* teilt sich nach SCHNARF (1919) der Kern der Eizelle sicher früher als der des Endosperms. Bald freilich hat letzteres den jungen Embryo bezüglich der Teilungsfrequenz überholt.

Zu Seite 253.

Neuerdings gibt ENTZ (1921) auch an, daß er bei *Ceratium hirundinella* die Teilungen stets des Nachts zwischen 3 und 4 Uhr gesehen habe. — Dafür, daß in bestimmten Geweben angiospermer Pflanzen ausschließlich bestimmte Tageszeiten für die Teilungen bevorzugt werden können, mag als Indicium die Beobachtung von Frau HAASE-BESSELL (1921) registriert werden, daß sie bei ihren *Digitalis*-Bastarden die Diakinese, also eine bestimmte Phase der heterotypen Mitose, nur des Morgens zwischen 3 und 5 Uhr erhielt.

Zu Seite 254.

In einer ausführlichen Abhandlung führt STÅLFELT (1921) seine Untersuchungsergebnisse näher aus. Er sucht dabei zu zeigen, daß seine Vorgänger KELLICOTT, KARSTEN und FRIESNER mit zu geringem Material gearbeitet haben und demzufolge bindende Schlüsse bezüglich einer Rhythmik in dem Auftreten von Mitosen bei Wurzeln nicht ziehen konnten. Es glückte ihm jedenfalls, wie wir bereits im Texte ausführten, für *Pisum* eine Tagesperiodicität deutlich nachzuweisen. Das Licht besaß, wie zu erwarten, auf das Wachstum wie auf die Dauer der Kernteilungen einen hemmenden Einfluß. Dabei waren die späten Stadien (die „Meta“- und „Telophasen“) in erster Linie verlangsamt, während die Anfangsstadien (die „Prophasen“) eher eine Beschleunigung erfahren zu haben schienen.

Was die bereits im Text erwähnten beschleunigenden Wirkungen des galvanischen Stromes anlangt, so führt STÅLFELT jetzt (S. 71—75) näher aus, wie dadurch die einzelnen Phasen der Mitose aller Wahrscheinlichkeit nach g l e i c h m ä ß i g beeinflußt werden.

Zu Seite 255.

STÅLFELT (1921) suchte auf indirektem Wege (durch Zählung der Mitosen eines Schnittes: die Genauigkeit war bis auf etwa 6—8% Fehlerprozent zu bestimmen) sich Klarheit über den Temperatureinfluß auf die Kernteilungen von *Pisum*-Wurzeln zu verschaffen. Für die „normale“ Mitose, bei etwa 18° C, glaubte er die Zeit vom „Spiremstadium“ (incl.) bis zur frühen „Telophase“ (incl.) auf etwa 11,8 Minuten

veranschlagen zu dürfen (S. 63). „Der erhaltene Wert ist natürlich mit großen Fehlern behaftet, aber er zeigte doch, daß die Teilungszeit nicht gut in Stunden oder auch nur in halben Stunden gemessen werden kann. Die hohen Werte, die in anderen Untersuchungen als Maß für die Zellteilungszeit gewonnen wurden (cfr. oben S. 255 und 308), und die auf einer direkten mikroskopischen Untersuchung des Zellteilungsverlaufes selbst basiert sind, müssen selbstredend mit allergrößter Reservation aufgenommen werden." Eine Temperaturherabsetzung auf 5° C ließ ebenso wie eine Heraufsetzung auf 30° C eine Verlangsamung der Mitosedauer im ganzen annehmen. Aber im ersteren Falle (bei 5° C) wurde davon mehr die Prophase als die späteren Stadien betroffen, während im letzteren (bei 30° C) gerade die Prophasen (zum mindesten relativ) gefördert erschienen. Viskositätsänderungen im Cytoplasma sind nach Ansicht von STÅLFELT dafür nicht verantwortlich zu machen. Nähere Untersuchungen bleiben abzuwarten, zumal die angewendete Methodik, die auf der Häufigkeit der Mitosen überhaupt und der einzelnen Teilstadien basiert, sicherlich keine ideale ist. Vorübergehende Temperaturänderungen waren übrigens bereits nach wenigen Stunden nicht mehr nachweisbar.

Erhöhte Sauerstoffzufuhr ließ die Prophasen, wenigstens vom Spirem an, in ähnlicher Weise wie erhöhte Temperatur beschleunigt verlaufen. Bei Stickstoffzufuhr, wobei Sauerstoffarmut eintrat, waren insbesondere die letzten Teilungsphasen verlangsamt, die mit der Wandbildung in Beziehung stehen. Die Rhythmusdauer als ganzes wurde in den Versuchen mit Sauerstoff wie mit Stickstoff etwas verzögert.

Zu Seite 256 (Anm. 1).

Man vgl. auch LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 153): Organbildung ist Sache des Gesamtplasmas. Aber es wäre doch „andererseits verfehlt, die relative Selbständigkeit der Zellen in höheren Pflanzen zu verkennen, die namentlich bei der Phase der inneren Ausbildung der Organe zum Ausdruck kommt".

Zu Seite 257.

Es ist aber daran zu erinnern, daß nach STÅLFELT (1921) ohne weiteres kein genauer Parallelismus zwischen Kernteilungshäufigkeit und Wachstum des ganzen Organs zu bestehen braucht, da auch die Streckung der Zellen eine große Rolle bei letzterem spielt. So konnte zwar für die Kernteilungen von *Pisum*-Wurzeln ein tagesperiodischer Rhythmus festgestellt werden, nicht dagegen ein solcher für das Längenwachstum der gleichen Wurzeln.

Zu Seite 262.

Seinen mehr „vorl. Mitteilungen" ließ DOFLEIN (1922) neuerdings eine sehr eingehende Beschreibung der Kernteilung von *Ochromonas granularis* folgen (s. spez. S. 178—199). Das prinzipiell Wichtige daraus führten wir ja schon im Text an. Von Interesse ist weiterhin, daß an Stelle der fehlenden Centriole zuweilen die „Basalkörner", von denen die Cilien ausgehen, an die Spindelpole treten können. In der Telophase wandern sie dann wieder zur Zellperipherie. Die Wanderung nach der Spindel hin ist jedenfalls „passiv" bedingt, da an den Spindelpolen „Energiecentren" anzunehmen sind.

Von einer anderen Chrysomonade, nämlich *Chrysamoeba radians* werden zwar einige Kernteilungsbilder gegeben, aus denen die außerordentlich große Streckung der ana- und telophasischen Spindel hervorgeht, genauere Beschreibungen im Text finden sich aber noch nicht.

Zu Seite 263.

Zur Centriolfrage bei den *Protococcales* s. a. BĚLĂR (1921, S. 457): „Schließlich muß man doch zur Erkenntnis kommen, daß nicht jeder positive Centriolenbefund mit psychologischen Gründen oder mit abfälliger Kritik der Präparationstechnik des betreffenden Autors wegzuerklären ist“. Aber BĚLĂR ist andererseits auch nicht so einseitig, daß er überall unbedingt Centriole annimmt. So sah er bei einer ziemlich großen *Chlamydomonas*-Species „stumpfpolige Spindeln . . . ohne Centren“. Das zeigt uns doch also, was ja DOFLEIN u. a. nur behauptet hatten, daß Centriole nicht die Vorbedingung für das Zustandekommen einer normalen Teilung zu sein brauchen.

Zu Seite 270.

Miß CURTIS (1921) beschreibt neuerdings für *Urophlyctis endobiotica* typische Mitosen mit 5 Chromosomen in den Entwicklungs-Stadien, die der Infektion mit Zoosporen folgen. Sie glaubt aber an die Abwesenheit von Mitosen im jungen Sporangium, das sich aus den Zygoten her entwickelt. Hier sollen einzelne aus dem Amphinucleolus stammende Chromatinkörnchen ins Plasma treten und die Anfänge des neuen Kerns bilden. Das ist wohl unrichtig, und die Bilder sind auf ungenügende Fixierung zurückzuführen, denn Miß WELSFORD (1921) sah auch hier deutliche Mitosen während der Sporangium-Entwicklung. Die Spindeln waren typisch intranucleär, wahrscheinlich mit Centriolen versehen, die Chromosomen sehr klein und in den Äquatorialplatten so verklumpt, daß sie sich nicht zählen ließen.

Zu Seite 278.

VAN WISSELINGH (1921) führt näher aus, wie bei *Spirogyra* aus dem Nukleolus in je nach der Species wechselnder Zahl „Nukleolusfädchen“ sich herausdifferenzieren. Bei *Spirogyra crassa, triformis* und *condensata* sind es in der Prophase 2 lange perlschnurförmige Fäden, die sich darauf in der Metaphase verkleinern und eine Längsspaltung erfahren. In der Telophase werden sie zu kurzen dicken gebogenen Körperchen, die sich dann mit den neugebildeten Nukleolen zu einer Masse wieder vereinigen. Bei *Spirogyra dubia* ging nur ein langer Faden aus dem Nukleolus hervor, der sich darauf in 11 kurze Fädchen teilte, von denen eines doppelt so lang war als die 10 übrigen. Diese erfahren gleichfalls in der Metaphase eine Längsspaltung und schließen in den Tochterkernen wieder zu einem Faden zusammen. Sie vereinigen sich während der Mitose zuvor mit der entsprechenden Zahl der Chromosomen des Außenkerns. Im übrigen vgl. man in genannter Abhandlung das Résumé über die *Spirogyra*-Mitose (S. 319—337). Man wird bezüglich der zahlreichen noch bestehenden Controversen daraus besonders klar unterrichtet werden.

Zu Seite 283.

Auch YAMANOUCHI (1913c, 1921) gibt für *Corallina* ausdrücklich an, daß die Centrosomen bei jeder Kernteilung de novo entständen. In

der frühen Prophase treten sie zuerst als kleine Körnchen auf, wachsen dann während der späteren Prophase schon stark heran, um sich in der Telophase wieder zu verkleinern und zur Zeit der Kernruhe zu verschwinden.

Zu Seite 284.

Gleich M. Ishikawa (1921b) beschreibt in ganz anderer Weise als Lewis u. Zirkle die Kernteilung bei einer Bangiacee und zwar bei *Porphyra tenera*. In der Prophase bildet sich nach ihm „a chromatic space, mostly fusiform in shape" heraus. Gleichzeitig verlängert sich der Nucleus und nimmt selbst Spindelform an. Das Chromatin-Material gliedert sich in 3 „Filamente" (d. h. wohl Chromosomen), die aber an beiden Enden miteinander verbunden zu bleiben scheinen. Dann teilen sich diese quer, und die beiden Hälften wandern nach den Polen, wo sie sich bei dem Aufbau der Tochterkerne beteiligen.

Zu Seite 296.

Für *Ceratium hirundinella* beschreibt Entz (1921) neuerdings die Mitose. Er gibt an, daß sich die zahlreichen, auch im Leben sichtbaren „Kügelchen" des Ruhekerns in der Prophase zu kürzeren Fäden anordnen (vgl. oben Zusatz zu S. 61/62). Diese scheinen an den Enden miteinander zu verschmelzen und so die zahlreichen langen Fäden des Spirems zu bilden. Er bestätigt die Längsspaltung dieser sowie ihre Querspaltung nach der Metaphase, sieht also die Dinge so wie Borgert. Wie das mit dem Aufrechterhalten der Chromosomenzahl in den einander folgenden Zellgenerationen zu erklären ist, kann auch er definitiv noch nicht angeben. Borgerts Ansicht stellt er als möglich hin. „Es kann aber auch sein, daß die der Länge nach gespaltenen Chromosomen paarweise miteinander verschmelzen und so die Chromosomen der Teilindividuen bilden." — Spindelfasern und Centriole fehlen auch nach Entz, und ebenso verhalten sich die Nukleolen bei der Teilung rein passiv. Bei der riesigen Zahl von Chromosomen (ca. 264—284) ist es natürlich ungemein schwer, genaues über das Verhalten der Einzelchromosomen auszusagen. Da ist es von Interesse, daß Chatton (1921) eine Peridinee mit nur 5 Chromosomen studierte, nämlich das parasitisch lebende *Syndinium*. Die Chromosomen bauen sich hier ähnlich auf, wie es Entz für *Ceratium* beschrieb, und stellen schließlich sehr lange Λ-förmig gekrümmte Schlingen dar. Die Umbiegungsstelle liegt an einem Spindelpol. Darauf erfolgt typische Fädenlängsspaltung und allmähliche Trennung der Tochterfäden, bis sich die beiden polwärts untereinander dauernd zusammenneigenden Gruppen der Tochterchromosomen herausgebildet haben. Spindelfasern und Centriole fehlen bei *Syndinium* gleichfalls.

Zu Seite 303 (Anm. 2).

Auch bei *Mercurialis perennis* (Kerne der Wurzelspitze) geht nach Licent (1921) der Nukleolus während der Teilung unaufgelöst an einen Spindelpol, um dort schließlich zu verschwinden. (Bei den heterotypen Teilungen von *Mercurialis* und *Buxus* können übrigens einige Chromosomen so während der Anaphasen den übrigen vorangehen, daß sie früher an den Polen ankommen und hier bei oberflächlicher Betrachtung die Rolle von „Centrosomen" zu übernehmen scheinen.)

Zu Seite 308.

Für die Zeiten, die eine Mitose dauert, vgl. auch unseren Zusatz zu S. 255.

Zu Seite 310.

Für Chromosomenlängsspaltung füge zu D. CARRUTHERS (1921).

Zu Seite 312 (Anm. 3).

Ähnlich wie *Phrynotettix* scheint sich nach GELEIS' (1921) Funden auch *Dendrocoelum* zu verhalten.

Zu Seite 322.

Auch HAIG (1910, S. 106) nennt die an die Chromosomen ansetzenden Spindelfasern „Mantelfasern".

Zu Seite 324.

Besonders enge Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomenbildung beschreibt neuerdings RIKER (1921, S. 143) für *Chara*. Auch weist er darauf hin, daß zahlreiche „extranucleäre Nukleolen, die hier besonders deutlich zu sehen sind, von manchen Autoren als „Chondriosomen" angesehen werden.

Zu Seite 329.

An telophasische Längsspaltung glaubt ferner D. CARRUTHERS (1921) für *Hyacinthus*. KUWADA (1921) zeigt indes, wie uns dünkt, mit mehr Recht, an den Kernen der Wurzelspitzen von *Vicia Faba*, daß ganz allgemein die sogenannte telophasische Längsspaltung keine wirkliche Spaltung, sondern nur eine Alveolisierung ist. Er vermochte die darauf folgende Vereinigung beider Hälften zu einem Prophase-Chromosom in seinen Präparaten genau zu verfolgen. Ganz ähnliches zeigten ihm die Präparate von *Phrynotettix*, die er E. WILSON verdankte.

Zu Seite 330.

Pseudopodiales Ausziehen der telophasischen Chromosomen beschreiben auch DE LITARDIÈRE (1921) für *Podophyllum peltatum* und KUWADA (1921) für *Vicia Faba*.

BOLLES LEE (1920) gibt zwar für pflanzliche Chromosomen die Alveolisation der telophasischen Chromosomen zu, will aber für tierische nicht daran glauben, sondern beschreibt eine eigenartige Umbiegung der Chromosomen, so daß die beiden Schenkel dann fast parallel nebeneinander zu liegen kommen. Er leugnet auch hier die Längsspaltung überhaupt und will dafür eine Querteilung in der Prophase annehmen. Die Zoologen mögen entscheiden ob BOLLES LEE recht hat. Uns Botanikern wird von vornherein das Unwahrscheinliche und Ungeheuerliche dieser neuen Theorie ganz klar sein. Ich halte schon jetzt die Arbeit für eine sehr bedauerliche Entgleisung.

Zu Seite 332.

Zur Karyomerenbildung bei *Chara fragilis* vgl. noch RIKER (1921, S. 144).

Zu Seite 333/334.

Von großem Wert für ein Verständnis der normalen Chromosomenausfällung während der Prophasen können vielleicht die Erfahrungen

werden, die CHAMBERS (1919) an lebenden Kernen in den männlichen Geschlechtszellen gewisser Orthopteren (*Disosteira* und *Periplaneta*) sah. Er konnte nämlich durch mechanische Schädigung der Zelle veranlassen, daß in dem bis dahin optisch fast homogenen Kern eine Entmischung begann und distincte Fäden, ganz den Chromosomen gleichend, sich herausdifferenzierten[1]). Leider konnte er sie nicht zählen und so feststellen, ob ihre Zahl mit der der Chromosomen wirklich übereinstimmte. Ferner war ebenfalls, wie in den Prophasen einer Kernteilung, anfangs auch mit dieser Ausfällung eine leichte Kernvergrößerung verbunden, der darauf nach völliger Fertigstellung der Fädchen eine gewisse Schrumpfung folgte.

Es scheint mir, als ob diese Erfahrungen von CHAMBERS, namentlich im Hinblick auf die von uns oben (S. 239 u. nachtr. Zusätze) mitgeteilten Funde HABERLANDTS, auch für die Botanik anregend sein müßten. Sahen wir doch, wie gerade Wundreize resp. die dabei auftretenden Hormone die Teilungsfähigkeit der Zelle beeinflussen können, und findet bei HABERLANDT wie bei CHAMBERS ja doch selbst eine Weiterleitung des Reizes in die Nachbarzelle statt, sofern diese nur durch Plasmaverbindungen untereinander in Connex stehen.

Zu Seite 334 (Anm. 2).

Auch LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 74) sucht die Chromosomen nur als „taktische Einheiten" zu fassen, da „ein eigener Stoffwechsel von ihnen nicht bekannt sei und sie im Ruhekern als morphologische Individuen verschwänden. Wir denken bezüglich des „eigenen Stoffwechsels" im Hinblick auf das in Kap. 9 von den Genen Gesagte anders als LUNDEGÅRDH.

Zu Seite 335.

Zu DELLA VALLES Auffassung sei noch hinzugefügt, daß auch in Chromocentren bereits Spaltungserscheinungen auftreten können, wenn es sich um starke Chromatinausfällungen handelt (vgl. a. Nachtrag zu S. 66, GATES u. REES 1921, S. 384). Von älteren Daten denke man ferner an ROSENBERGS Angaben für *Capsella*, V. GUTTENBERGS für *Adoxa* usw. (s. Literatur auf S. 528).

Zu Seite 338.

Vgl. auch die Funde HARDYS (1913), der durch die Wurzeln von *Allium* einen galvanischen Strom schickte. Der Kern behielt zwar seinen Platz in der Zellmitte, aber innerhalb des Nucleus wurde „the bulk of the solids collected on the side toward the anode. The nucleolus usually migrated toward the anode." Das bedeutet aber die negative Ladung der Gerüstsubstanzen des Kerns wie der Nukleolen gegenüber dem Cytoplasma, das sich zur Kathode wandte. Neuerdings hat dann H. F. A. MEIER (1921) durch Wurzeln von *Pisum sativum* (daneben auch von *Allium*, *Lupinus* und „*Scarlet runner*" (?)) einen Strom gesandt. War gerade die richtige Stromstärke gewählt, so daß die Zellen nicht geschädigt wurden, zeigte sich, am besten in den Rindenzellen kurz hinter der Zone der stärksten Kernteilungen, daß der Kern als ganzes

---

[1]) Ein paar Male konnten sogar Ausfällungen hervorgerufen werden, die an ganz bestimmte Chromosomenformen, etwa die einer „Diakinese", erinnerten.

zwar nur selten wanderte, eine Wanderung von Chromatin- und Nucleolar-Substanz nach der positiven Elektrode zu aber stattfand, während das Cytoplasma unter Strukturveränderung auch nach der Anode hin tendierte. Daraus folgt nur, daß alle Zellbestandteile negativ gegen die gewählten Elektroden geladen waren, aber noch nichts über die Stärke der gegenseitigen Ladung (vgl. auch Anm. 2 auf S. 338). MEIERs Folgerung, daß „in some cases only“ das Chromatin gegenüber dem Cytoplasma positiv geladen sei, erscheint mir, namentlich im Hinblick auf unsere sonstigen Erfahrungen, nicht gerechtfertigt.

Zu Seite 338 (Anm. 2).

Man vgl. auch die neueste Arbeit von KELLER (1921). Hier sucht er zu beweisen, daß durch Farbstoffe über die elektrischen Ladungen innerhalb der Zelle nichts ausgesagt werden kann. Speziell das Basichromatin wird sowohl von typischen „Anoden“-Farbstoffen (und zwar von basischen: Gentianaviolett, Methylviolett, Methylgrün, Safranin. Neutralrot, und von sauren: Nigrosin, Karmin) wie von typischen „Kathoden“-Farbstoffen (HEIDENHAINs Hämatoxylin) gefärbt.

Für den „kathodischen“ Charakter, d. h. die negative Ladung der Chromosomen tritt aber auch KELLER ein (S. 132).

Zu Seite 342.

VAN WISSELINGH (1921, S. 323) sagt zwar nur für *Spirogyra*, meint es jedenfalls aber für alle Spindelbildung, daß die Ausfällung der Spindelfasern „elastische“ Stränge schaffe, die dauernd vom Äquator aus in die Länge wachsen und so die Chromosomen auseinander stemmen. Durch die Elastizität der Fasern soll auch das Auseinanderbiegen der Spindelfigur während des „Phragmoplasten“-Stadiums erklärt werden.

Zu Seite 344.

Für eine tatsächlich vorhandene Elektrokinese sprechen noch die neuen Erfahrungen von STÅLFELT (1921, S. 73ff.) über Einwirkung galvanischer Ströme auf die Beschleunigung der Mitose. Es scheint der Schluß wahrscheinlich, „daß die Erscheinung mit Permeabilitäts- und Oberflächenspannungsverschiebungen bei den einzelnen Grenzschichten in der Zelle und mit der Entstehung von Potentialunterschieden zwischen den einzelnen Teilen derselben in Zusammenhang gebracht werden muß“.

Zu Seite 345.

Auch STÅLFELT (1921, S. 787; vgl. ferner LEVY 1921) führt neuere zoologische Literatur (SEIFRIZ. CHAMBERS, HEILBRUNN) an, aus der hervorgeht. daß während des Mitose-Verlaufs reversible Viskositätsänderungen des Cytoplasmas eintreten. So wäre es denkbar, daß SPEKs Annahme einer Oberflächenspannungsveränderung in der Äquatorialebene mit der Solwerdung des z. Zt. der Metaphase gelartig gewordenen Plasmas verknüpft ist (s. a. unseren obigen Zusatz zu S. 214). Der regulierende Mechanismus für diese Zustandsänderungen des Cytoplasma kann nun nach STÅLFELT in der verschiedenen Permeabilität des Plasmoderma gesehen werden. Diese Vorstellung ist uns, zumal im Hinblick auf unsere Ausführungen auf S. 334 über veränderte Semipermeabilität der Kernmembran, besonders sympathisch. Für die Wurzeln von *Sinapis alba* vermochte STÅLFELT nun in der Tat zu zeigen, daß die Durchlässigkeit für Wasser „regelmäßigen Schwingungen“ unter-

worfen ist, „die anscheinend tagesperiodisch sind". Leider verliefen die Rhythmen bei den verschiedenen Wurzeln nicht synchron. Wäre das der Fall gewesen, so hätte dadurch ein unmittelbares Licht auf die S. 254 behandelte Rhythmik der Kernteilung fallen können.

In diesem Zusammenhange ist es ferner von Interesse, daß BAYLISS (1920) durch leichte galvanische Ströme bei Amöben einen Übergang vom Sol in ein reversibles Gel erreichen konnte. Kontrolliert wurde das durch Beobachtungen bez. des Aufhörens der „BROWNschen Bewegung" im Ultramikroskop. Damit könnte evtl. die Beschleunigung der „Kernteilungs-Spannung" erreicht werden, die wir nach STÅLFELTS Versuchen erwarten müßten[1]).

Man vergleiche ferner die zusammenfassende Behandlung des Gegenstandes bei FR. WEBER (1922). Insbesondere setzt der Autor hier auch auseinander, wie cytoplasmatische Viscositätsänderungen während der Zellteilung für den normalen Ablauf der Karyokinese verantwortlich zu machen sind. Die bisher erhaltenen Resultate sind freilich fast alle an zoologischen Objekten gewonnen, aber es besteht kein Zweifel, daß sie im Prinzip auch für die Pflanzen gelten. Auf eine von uns übersehene und hier citierte Arbeit von NĚMEC (1915) sei noch aufmerksam gemacht. Der böhmische Forscher hatte nämlich an zentrifugierten Wurzelspitzen (ebenso wie vor ihm MOTTIER und ANDREWS s. oben S. 347) gezeigt, daß die Spindelfiguren bei Centrifugieren der Organe als ganzes verlagert wurden, somit eine größere Starrheit besitzen müßten. Werden nun zuvor durch Narkotica die Spindelfasern „aufgelöst" (s. oben S. 425), so werden damit die Chromosomen freibeweglich und vermögen als ganzes nicht mehr im Zusammenhang zu bleiben.

Zu Seite 347.

Was die Stellung der Kernspindel anlangt[2]), so finden wir bei ASPLUND (1920, S. 48) eine Erörterung über die einzelnen Typen der Längs- oder Querstellung der ersten Zellmembran in „cellularen" Endospermen. Von Interesse sind diejenigen Fälle, bei denen die Stellung variabel ist. Hier erscheint eine causale Aufhellung am ersten denkbar (s. ferner SCHNARF 1919, S. 766, der diese Differenzen durch die Verschiedenheit der Raumverhältnisse bedingt sein lassen möchte).

Zu Seite 352.

Miß ARBER (1920) beschreibt neuerdings in einer größeren Reihe von Fällen Phragmosphärenbildung und das dadurch bedingte Auftreten 2kerniger Zellen. Es handelt sich vorzugsweise, aber nicht ausschließlich, um Zellen aus Mark und Rinde von Di- und Monocotylen-Achsen, ferner aus Luftwurzeln usw.

Zu Seite 353.

Bezüglich der „transitorischen" Zellplatten vgl. man auch die zoologischen Erfahrungen von CHAMBERS (1919) an Echinodermen-Eiern. Dieser zeigte, daß Verletzung der Zelle während des Dispirem-Stadiums

[1]) Für *Spirogyra*- und *Tradescantia*-Haare hatte Verf. noch keinen Erfolg, weil er die Inhaltsstoffe der Zellvakuolen noch nicht von denen im Cytoplasma selbst scharf trennen konnte. Erstere werden jedenfalls in ihrer „BROWNschen Bewegung" nicht beeinflußt.

[2]) Vgl. dazu a. LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 115).

ein zu frühes Aufhören des Gelatinierungsprozesses hervorruft. Selbst wenn die äußere Furche schon angelegt war, konnte dieser Prozeß noch rückgängig gemacht werden. Vielleicht können wir ähnlich wie dort die transitorischen Platten mit Änderungen im Sol- resp. Gel-Zustand des Gesamtcytoplasmas in Zusammenhang bringen.

Unaufgeklärt sind vorläufig auch die Fälle, in denen eine dauernde Wandbildung im Anschluß an eine Kernteilung ausbleibt, der eine Tochterkern sich dann aufs neue teilt und nun zwischen den beiden Nuclei der nächsten Kern„generation" eine normale Wand angelegt wird (z. B. ARBER 1920, S. 7 für *Asparagus officinalis*). Die Verf. erwähnt weiterhin, daß NĚMEC (1910a) das gleiche in den vielkernigen Pleromzellen bei *Ricinus*, freilich sehr selten, gesehen habe.

Zu Seite 354—356.

Zu SACHS' „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung" und PLATEAU-ERRERAS Theorien vgl. man auch die Behandlung bei LUNDEGÅRDH (1921/22, S. 157—162).

6. Die allotypen Kernteilungen

Zu Seite 357.

LEVY (1921) schlägt vor, alle Chromosomensätze, „die nicht zu dem Ein- oder Vielfachen der Chromosomengarnitur in Beziehung gesetzt werden können", als „poikiloploid" zusammenzufassen.

Zu Seite 360.

Ebenso sind Fälle beschrieben, in denen einige Zellen des sterilbleibenden Teiles im Laubmoos-Sporogon, der sogenannten „Columella", abnormer Weise sich zu Sporen-Mutterzellen umwandeln können. Neben älteren Angaben ist da in erster Linie die Arbeit von Frl. HERZFELDER (1921) zu erwähnen, die zum ersten Mal das bei *Funaria* im Experiment erreichte. Sie glaubt, daß die „Umstimmung" infolge mechanischer Reize erfolgt, welche dann die nötigen chemischen Reize auslösen. Welche das freilich sind, vermag auch sie noch nicht anzugeben.

Zu Seite 363.

Für ein zoologisches Objekt, nämlich das zu den Turbellarien gehörige *Dendrocoelum lacteum* sagt GELEI (1921, S. 149), daß die Anfangsstadien der heterotypen Prophase im Ovarium „mehrere Wochen, vielleicht Monate" dauern könnten. Das ist bei der tierischen Ovogenese wohl eine regelmäßige Erscheinung. Vgl. ferner unsere Anm. 1 auf S. 380.

Zu Seite 363 (Anm. 1).

Der Name „Synizesis" wird neuerdings auch von GATES (1920), sowie von GATES u. REES (1921) gebraucht.

Zu Seite 364.

Aposporie findet sich ferner bei *Erigeron Karwinskianus var. mucronatus*, gelegentlich vielleicht auch bei *Bellis perennis* genau wie bei den Hieracien (CARANO 1921).

Zu Seite 369.

Für tetraedrische Anordnung der Enkelzellen, die aus einer Embryosack-Mutterzelle hervorgehen, vgl. man auch die Beispiele. die HÅKANSSON (1921, S. 209) zusammengetragen hat.

Zu Seite 370.

Es scheint nach M. ISHIKAWAS (1921, S. 211/12) Beobachtungen fast, als ob auch bei der Bangiacee *Porphyra tenera* von den beiden Kernen, die aus der ersten (heterotypen?) Zygoten-Teilung hervorgehen. immer der eine degeneriert.

Zu Seite 371.

Zum *Solorina*-Ascus und den hier degenerierenden Kernen s. man noch die ausführliche Arbeit von F. u. MAD. MOREAU (1919).

Zu Seite 380.

YAMANOUCHI (1913, 1921) leugnet freilich ausdrücklich selbst für kurze Zeit ein continuierliches Spirem in den Prophasen von *Corallina*.

Zu Seite 382.

Die Reduktionsteilung bei *Peltigera* ist gut abgebildet, wenn auch im Text nicht eingehender beschrieben von F. u. MAD. MOREAU (1919, Taf. III).

Zu Seite 397.

Die besten zoologischen Beweise für eine tatsächlich vorhandene Chiasmatypie sind, soweit mir bekannt, von GELEI (1921) für *Dendrocoelum lacteum* erbracht worden. Die Ausführungen auf S. 131 und die Zeichnungen erscheinen hier so klar, daß der Chromomeren-Austausch für diesen Fall gesichert sein dürfte.

Zu Seite 404.

Ein so sorgfältiger Arbeiter, wie es GELEI (1921, S. 92, 113, 137) ist, möchte indes die Synapsis als reale Erscheinung leugnen. Aus seinen Figuren (z. B. Fig. 30, aber auch 28, 32, 34, 48 usw.) geht jedoch wohl hervor, daß Kontraktionen im Kerngerüst vorhanden sind. Nur sind sie hier nicht so stark wie gewöhnlich und infolge einer besseren Tinktion als der mit Hämatoxylin ist die „Entwirrung“ des Knäuels deutlicher. — Für HOGBEN (1920) steht gleichfalls die „Natürlichkeit“ der Synapsis noch nicht fest, „the reality is in no way firmly established“.

Zu Seite 408.

Für ein zeitweilig continuierliches Spirem in der heterotypen Prophase treten noch ein MODILEWSKI (1918) bei *Neottia*, O'NEAL (1920) bei *Datura* und D. CARRUTHERS (1921) bei *Hyacinthus*.

Zu Seite 412.

Anhänger der Metasyndese sind auch MODILEWSKI (1918), O'NEAL (1920), D. CARRUTHERS (1921) und ARMAND (1921). BLACKBURN und HARRISON (1921, S. 164) machen darauf aufmerksam, daß man einen exakten Nachweis für Metasyndese würde führen können, wenn in Fällen, in denen uni- und bivalente Chromosomen in Bastarden nebeneinander lägen, doch ein einheitliches dickes Spirem aus der Synapsis

hervorgehen würde. Das glaubt in der Tat YASUI (1921) für *Papaver*-Hybriden beweisen zu können, und er meint, daß die metasyndetische Bindung da vorkommen werde, wo „the affinity or similarity of geminal chromosomes in a lower degree“ vorhanden wäre. Die Sonderung in uni- und bivalente Fadenteile soll dann erst nach der „second contraction“ erfolgen. Ich möchte selbst diesen scheinbar schlagenden Beweisen noch nicht ohne weiteres vertrauen, weil ja derjenige Forscher, der das Vorhandensein uni- und bivalenter Chromosomen in demselben Kern zuerst entdeckte und eingehend prüfte, nämlich ROSENBERG, sich, wie wir oben hörten (S. 409), völlig für die Parasyndese ausgesprochen hat. Wir führten ja auch aus, wie der Zeitpunkt der Chromosomen-Zusammenlegung schon bei den einzelnen Arten verschieden sein könne. Und das dürfte auch bei scheinbar „einheitlichen“ Strängen eine Rolle spielen, sofern sie erst überhaupt einmal wirklich gesichert sind.

Zu Seite 422.

Die Chromosomen-Vakuolisation wird seitens MODILEWSKIS (1918) für die heterotype Teilung von *Neottia* geleugnet. Er glaubt (wie uns dünkt, irriger Weise) an eine Umwandlung der Chromosomen in Faden-Strukturen. „In the later telophase every chromosome begins to unwind gradually and independently in a thread taking the form of a small ball. The shape of such a ball is variable and appears in very capricious outlines. The chromosomes at the earliest step of this unwinding are similar to a porous body . . . They unveil their thread-structure“.

7. Unregelmäßige Mitosen und Amitose

Zu Seite 426.

VLÈS und DRAGOIN (1921), sowie DRAGOIN und VLÈS (1921) — s. a. das oben im Nachtrag zu S. 214 Gesagte — zeigten, wie ein immer stärker werdender osmotischer Außendruck zuerst die Zellteilung, dann auch die Kernteilung beeinflussen kann, „suivant une marche bien déterminée, dont les phénomènes morphologiques sont probablement sous la dépendance quantitative de transports moléculaires; la marche de ces processus simule une sorte de régression de l'évolution nucléaire“.

FR. WEBER (1921) weist darauf hin, daß durch die Narkotica die Viscositätsänderung des Cytoplasma, die ja normal zu Beginn jeder Mitose einsetzt und das Sol in eine Art Gel verwandelt, unterbleiben könnte. Dann würde also innerhalb des „flüssigeren“ Plasmas zu leicht eine Verlagerung der Chromosomen stattfinden, und diese würden unregelmäßig verteilt werden (vgl. a. Zusatz zu S. 345).

Zu Seite 430.

Neuerdings untersuchte Frl. BORGENSTAM (1922) die Cytologie von *Syringa chinensis*. Sie fand nur regulär verlaufende allotype Teilungen. Wenn nicht andere Rassen als bei JUEL und mir vorlagen, so können allein die Außenfaktoren an den von uns beschriebenen Unregelmäßigkeiten Schuld sein. Das vermochte sie auch durch künstliches Versetzen unter „abnorme Temperatur“ zu beweisen. Damit finden unsere Ausführungen (oben S. 436) über die Relativität der Sterilität eine glänzende Bestätigung.

Zu Seite 431/432.

Die Cytologie der *Fuchsia*-Pollen-Mutterzellen wurde neuerdings von BEER (1921) in einer ausführlicheren Arbeit näher geschildert. *Fuchsia spec. var „Alice Hoffmann"*, *F. globosa*, *F. corallina*, weiterhin *F. excorticata*, *F. macrostemma var. conica* und *var. discolor*, *F. simplicicaulis*, *F. arborescens*, *F. Riccartoni*, *F. virgata* × *F. fulgens* hatten ähnliche Irregularitäten, wie wir das für viele Bastarde oben schilderten: gestörte Spindelbildung, ungleiche Chromosomen-Verteilung, Kleinkernbildung, überzählige Tetraden u. a. m. Bei *F. parviflora* und *F. Cottinghami* entwickelte sich überhaupt kein Pollen mehr, und die Antheren collabierten früh.

Eine Anzahl sonstiger *Fuchsia*-Arten und -Kreuzungen hatte aber normale Pollenentwicklung, darunter sehr sonderbarerweise die reciproke Kreuzung *F. fulgens* × *F. virgata*, sowie die Kreuzung *F. globosa* × *Riccartoni*, deren beide Eltern unregelmäßigen Pollen hatten. Das deutet einmal auf die Relativität der Sterilität hin, wie auch wir sie vertreten haben — und ebendahin führten auch Beobachtungen über die Unterschiede während der Saison —, ferner aber lassen sie eine gewisse Selektion von dauernd tauglichen „Combinationen" (s. a. Kap. 9 d) in den Chromosomensätzen schon bei den Eltern annehmen.

Zu Seite 433.

Besonders schön zeigt auch der Bastard *Digitalis lutea* × *micrantha*, sowie *D. lanata* × *micrantha* (HAASE-BESSELL 1921, S. 7), daß die allotypen Teilungen der Pollen-Mutterzellen noch fast ganz normal sind, die Degeneration also erst unmittelbar danach einsetzt. Bei *D. purpurea* × *ambigua* waren die Teilungen dagegen nur bis zur Diakinese normal und ließen dann während des Teilungs-Verlaufs die bekannten „nachklappenden" Chromosomen erkennen. „Meistens werden nicht alle in die Hauptspindel einbezogen und bilden später Nebenkernchen. Man sieht oft Zellen, wo die Spindelbildung sehr weitgehend gestört ist und die homöotype Teilung dann sehr ungleich große Kerne erfaßt". Der Pollen ist völlig steril.

Zu Seite 435/436.

BEER stimmt ausdrücklich mit mir darin überein, daß Sterilität des Pollens noch nicht ohne weiteres ein Grund dafür ist, auf hybriden Ursprung der betreffenden Pflanzen zu schließen (vgl. a. GATES und GOODSPEED 1916). Er zeigte außer bei den schon oben mitgeteilten Beobachtungen an *Oenothera*, daß auch *Tragopogon pratense* rein durch ungünstige Außenumstände dahin gebracht werden kann, ganz ähnliche Unregelmäßigkeiten aufzuweisen, die zu überzähligen Pollenkörnern führten. — Ebenso produzierte ein ganz bestimmtes Individuum von *Geranium ibericum* lauter Unregelmäßigkeiten bei der Pollen-Entwicklung, während die Art sonst ganz normal sexuell ist. Es war hier eben eine „sterile Rasse" aufgetreten (s. a. Zusatz zu S. 430).

Zu Seite 437.

Ganz ähnlich wie *Drosera* verhält sich nach BELLING (1921 b) auch *Canna indica var. „Hero"*, bei deren Bildung eine Sexualzelle mit 9 und eine mit 18 Chromosomen mitgewirkt haben.

Es wanderten von den 27 somatischen Chromosomen nach den beiden Polen der Reduktionsspindel in dem Material des Beobachters

	18 u. 9	17 u. 10	16 u. 11	15 u. 12	14 u. 13	Chrom.
in	0	1	2	2	4	Fällen.

Zu Seite 442.

Unabhängig von TÄCKHOLM haben Miß BLACKBURN und HARRISON (1921) gleiches für eine größere Anzahl von *Rosa*-Hybriden gefunden. Sie machen insbesondere darauf aufmerksam, daß die Sonderung der bi- und univalenten Chromosomen in den Anaphasen der Reduktionsspindel sehr ausgeprägt sein kann und daß, weil erstere schneller an den Polen als letztere ankommen, anstatt der Dyadenkerne 4 Nuclei, anstatt der Tetradenkerne 8 Nuclei resultieren können. Da außerdem noch zahlreiche Chromosomen nicht in diese „Großkerne“ einbezogen zu werden brauchen und sich zu kleinen Karyomeren zusammenschließen, kann die Gesamtzahl der Kerne nach Abschluß der zweiten Teilung recht hoch werden. Die Pollenkörner sind oft vielkernig, oft hat sich aber auch um jeden Kern eine eigene Zelle abgegrenzt.

Ebenso bestätigen die beiden englischen Autoren die Möglichkeit von ungleichen Chromosomensätzen in Eizelle und Pollenkorn, so daß in „reciproken“ Kreuzungen, bei denen der fragliche Bastard einen Elter abgibt, große Verschiedenheiten sich zeigen müssen. Ferner sei noch auf die vorzeitige, im ersten Teilungsschritt durchgeführte Trennung der univalenten Chromosomen in 2 Spalthälften eingegangen, für die wir gleichfalls im Text mehrfach Beispiele erbrachten. Endlich wäre auf die häufigen tripolaren Spindeln in der heterotypen Teilung von *Rosa rubiginosa apricorum* zu verweisen.

Eine besonders schöne Irregularität wies *Rosa Sabini* auf (= *R. pimpinellifolia* × *R. tomentosa silvestris)*, bei der sich der Chromosomensatz aus 14 bivalenten und 14 univalenten Chromosomen zusammensetzt. Somatisch waren hier also 42 Chromosomen. Ähnlich verhielten sich auch *R. coriifolia* mit $7 + \frac{21}{2}$ haploiden, 35 diploiden Chromosomen, und weiterhin *R. tomentosa silvestris* selbst. Von dieser sagen die Autoren (S. 175): „The homotype division is so irregular that it is difficult to distinguish the positions of the main spindles. Almost certainly minor spindles interfere with the maior ones. As a consequence, what ought to have been, the tetrad contains numerous nuclei of varying size“.

Eltern mit verschiedenen Chromosomen besitzt auch der Bastard zwischen *Papaver orientale* und *P. somniferum*, den YASUI (1921) aufzog. Hier sind in den Prophasen der heterotypen Teilung der Pollen-Mutterzellen 11 bivalente und 10 univalente Chromosomen zu zählen. Die bivalenten wandern zunächst allein zur Äquatorialebene und begeben sich nach der Spaltung zu den Polen. 4 von den 11 Chromosomen bleiben dabei gern etwas zurück. Nun erst wandern die 10 univalenten in den Äquator und bilden so eine „sekundäre Äquatorialplatte“. „Thus in the hybrid F_1 plant all chromosomes do not always pass the metaphase simultaneously, but sometimes in two or even three successions“. Die univalenten Chromosomen können natürlich öfters aus Dyaden-Nuclei ausgeschlossen werden und in der oben öfters geschilderten Weise Sonder-

kerne bilden. — Die homöotype Teilung ist bei diesem *Papaver*-Bastard meist unregelmäßiger als die heterotype. — Auch gegenseitig konnten sich die beiden Spindeln der zweiten Teilung stark stören, „so that there arise great irregularities".

Die längsgespaltenen univalenten Chromosomen werden oft schon in der ersten, oft auch erst in der zweiten Teilung auf die Tochterkerne verteilt. Von Interesse war, daß hier zuweilen 2 der telophasischen Kerne sofort wieder verschmelzen konnten. Dadurch erhielt YASUI dann aus einer Pollen-Mutterzelle ein diploides und 2 haploide Pollenkörner.

Zu Seite 449.

S. a. die neuesten Angaben von CARANO (1921) bezüglich der Unregelmäßigkeiten während der Pollen-Entwicklung bei dem ooapogamen *Erigeron Karwinskianus var. mucronata.*

Zu Seite 454.

Die Kerne des Embryosackwandbelegs bei *Acer saccharinum* sollen sich anfangs zwar mitotisch, später jedoch amitotisch teilen (TAYLOR 1920a, S. 22).

Zu Seite 458.

JACOBSON-PALEY (1920d, S. 213) beschreibt auch Amitosen in den späteren Stadien der Periplasmodium-Entwicklung bei *Arum maculatum.*

Zu Seite 460.

Die Angaben von HAIG (1910, S. 100) über Amitosen im Cambium sind sicherlich irrig.

8. Die Kernverschmelzung

Zu Seite 462.

Die Fusion der Sexualkerne bei den Phaeophyceen *Laminaria* und *Chorda* wurde erst neuerdings von L. WILLIAMS (1921) gesehen.

Zu Seite 463.

Auch bei der Bangiacee *Porphyra tenera* dürfte der ♂ Kern im Stadium der Prophase mit dem ♀ copulieren (M. ISHIKAWA 1921b).

Zu Seite 471 (Anm. 1).

S. a. die Literatur-Zusammenstellung bei ATKINSON (1915).

Zu Seite 482.

Die beste Aufklärung des „Mosaikendosperms" von *Zea* gibt jedenfalls EMERSON (1921). Darnach können wir es nur verstehen, wenn wir unsere Vorstellungen über die Lokalisation der Gene in den Chromosomen (s. oben S. 668ff.) berücksichtigen. Bezeichnen wir z. B. die Gene, welche Farbe resp. Farblosigkeit bedingen, mit C resp. c, die, welche Ablagerung von Stärke resp. Zucker hervorrufen, mit W resp. w, so könnte ein Endospermkern (der ja durch die Fusion der Polkerne diploid wurde) mit der Zusammensetzung ccww von einem ♂ Kern CW befruchtet werden. Das ergebe normal die Combination CccWww. Haben

wir ein verirrtes Chromosom („Nondisjunction“ s. oben S. 605, Anm. 1), das zum falschen Spindelpol geht, so könnten dadurch die Combinationen CCccWWww einerseits, ccww andererseits resultieren. Das würde aber den Mosaikcharakter bedingen. Natürlich fehlt noch eine cytologische Verifikation dieser Hypothese.

Zu Seite 493.

Vgl. hier gleichfalls die schöne zusammenfassende Behandlung der Apogamie bei Pilzen in der Arbeit von ATKINSON (1915).

Zu Seite 485/86.

Es sei noch extra darauf aufmerksam gemacht, daß von den angegebenen Species nur *Humulus* und *Primula* wirklich experimentell daraufhin geprüft sind, ob sie nur Kernsubstanzen übertragen. Die erhaltenen Resultate sprechen in der Tat dafür (s. a. den nachträglichen Zusatz zu S. 664).

Zu Seite 494.

Bei *Nectria galligena* sah Miß CAYLEY (1921) im Ascogon Paarung je zweier Kerne: einmal schien der zweite Kern von einer Zelle in die Nachbarzelle überzugehen. Vielleicht haben die beiden Nuclei aber verschiedenen Ursprung, da CAYLEY lange vor der Perithecien-Entwicklung, nämlich beim Auskeimen der sogenannten „Makrosporen“, Schnallenbildung sah und daraus auf den hier erfolgenden Übertritt eines Kernes in die Nachbarzelle schließen möchte. Jedenfalls tritt von hier an Zweikernigkeit auf, die nur später durch Mehrkernigkeit im Ascogon verwischt wird. Sehr sonderbar und nur durch weitere Studien aufzuklären ist die Angabe der Verfasserin, daß die funktionierenden ascogenen Hyphen nicht aus dem Ascogon hervorgehen, sondern „de novo“ an der Basis des Peritheciums entstehen sollen.

F. und Mad. MOREAU (1919) beschreiben demgegenüber für die Ascogone der Peltigeraceen, daß hier eine Anordnung der Nuclei zu Paarkernen sicherlich ganz fehle. Die ascogenen Hyphen seien anfangs mehrkernig und beschränkten bei ihrem Wachstum die Zahl der Nuclei immer mehr, so daß schließlich Zweikernigkeit resultiere. In der Terminalzelle (nicht, wie sonst der Subterminalzelle) würden dann die beiden Kerne zum Ascogonkern fusionieren. (Man vergl. hierzu auch die auf S. 501 gebrachten Angaben HIRMERS für einen Basidiomyceten, nämlich *Psalliota*.)

Zu Seite 495.

Ganz ähnlich wie bei *Hypomyces* scheinen in den Conidien von *Penicillium* unter bestimmten Umständen Kernfusionen vorzukommen. Wenigstens berichtet L. LUTZ (1921), daß dies geschieht, wenn der Pilz in Quecksilbercyanürlösungen von relativ hoher Concentration cultiviert wird. Mit Recht sieht der Autor aber hier nur eine vegetative Kernfusion, die offenbar durch die Concentration der Lösung (1 : 100) hervorgerufen ist, nicht durch eine Sexualitätsäußerung.

Zu Seite 499.

F. MOREAU beschreibt neuerdings (1919) eine interessante Anomalie bei der Bildung der Sporen von *Endophyllum Sempervivi*. Hier teilten

sich die beiden Kerne noch einmal, so daß die Sporen 4kernig wurden. Darauf degenerierten 2 der 4 Kerne unmittelbar nach ihrer Bildung, und die beiden restierenden fusionierten in üblicher Weise.

Zu Seite 500.

M. WILSON (1916) beschreibt auch für die Ustilaginee *Tuburcinia primulicola* Sporidiencopulation, ferner die Bildung von Zellen mit conjugierten Kernen in dem Mycel, das die Chlamydosporen produziert, und endlich die Kerncopulation in den Chlamydosporen selbst.

Zu Seite 504/506.

Ähnlich wie MONTANELLI bei *Cucurbita* sah gelegentlich auch YASUI (1921) bei *Papaver*-Hybriden Kernfusionen. Hier vermögen die beiden Dyadenkerne der Embryosack-Mutterzelle zu fusionieren. BELLING (1921b) konstatierte das sogar öfter für *Stizolobium*, *Canna* usw. unter bestimmten Außenumständen (s. a. nachtr. Zusatz zu S. 619).

9. Die Chromosomen und ihre Bedeutung für Stammes- und Erblichkeitsforschung

Zu Seite 522ff.

Für Chromosomenzählungen beschreibt BELLING (1921a) neuerdings anstatt der meist verwendeten Hämatoxylin-Färbungen die Anwendung einer Lösung von Eisessig (mit oder ohne Alkohol absol.) in Carmin, dazu Eisenoxydhydrat in essigsaurer Lösung als gutes Schnell-Tinktionsmittel. Man braucht darin nur die ganzen Antheren hineinzulegen und kann so die Mikrotomtechnik vermeiden. Die Färbung hält aber nur etwa eine Woche vor.

Zu Seite 528.

Vgl. dazu den nachtr. Zusatz zu S. 66 über „Längsspaltungen" in den Chromocentren der Tapetenzellen bei *Lactuca* (GATES u. REES 1921).

Zu Seite 531.

Chromosomenzahlen der Peridineen

Gymnodinium Zachariasi	64 (viell. auch 128)	ENTZ 1921
Ceratium hirundinella	ca. 264—284	„ 1921
Gonyaulax polygramma	> 100	„ 1921

Für *Syndinium spec.* gibt CHATTON (1921) neuerdings an, daß die Chromosomenzahl nicht 10, sondern nur 5 betrage. Er hatte früher nicht beachtet, daß je zwei der von ihm anfänglich unterschiedenen Chromosomen in Wirklichkeit ein einziges Λ förmig gebogenes Chromosom darstellen.

Zu Seite 534.

Die Chromosomenzahl bei der Bangiacee *Porphyra tenera* beträgt nach M. ISHIKAWA (1921b) = 3; vgl. dazu den nachtr. Zusatz zu S. 284.

Zu Seite 549.

	Chromosomenzahl	
Isoetes asiatica	* 11	TAKAMINE 1921
„ *japonica*	* ca. 22	„ 1921

Zu Seite 555.

Für die Perberidacee *Podophyllum peltatum* zählte auch J. B. OVERTON (1905) 16 diploide, also 8 haploide Chromosomen, während DE LITARDIÈRE (1921) jetzt nur an 12 diploide und 6 haploide glaubt. Die gleiche 6-Zahl wird von ihm gleichfalls für *Podophyllum Emodi* und *Epimedium pinnatum* angegeben. Die Zählung wurde in der diploiden Phase vorgenommen.

Zu Seite 556.

Die Zählungen bei *Papaver somniferum* und *orientale* mit 11 resp. 21 Chromosomen werden auch von YASUI (1921) bestätigt. Der Bastard hatte demzufolge 32 somatische Chromosomen. Über seine Unregelmäßigkeiten bei den allotypen Mitosen vgl. oben nachtr. Zusatz zu S. 736.

Zu Seite 569 (Anm. 4).

Die Chromosomenzahl von *Syringa chinensis* bestimmte Frl. BORGENSTAM (1922) an ihrem Material etwas höher als ich, nämlich auf ca. 20. Ich habe ja auch betont, daß mir die „ca. 16 Chrom.“ noch nicht völlig gesichert waren, da die Chromosomen gerade in den Metaphasen gern verklumpten. Am günstigsten waren die von mir zur Zählung weniger benutzten Diakinesen. *Syringa villosa* hat 24 haploide Chromosomen.

Zu Seite 577.

Die von M. ISHIKAWA (1916) für *Lactuca* mitgeteilten Chromosomenzahlen werden von dem gleichen Autor in einer neuerlichen Arbeit (1921a) bestätigt, ebenso wird die Zählung von GATES (1920) sowie GATES und REES (1921) für *Lactuca sativa* verificiert. Neue Chromosomenzahlen sind die folgenden:

Lactuca denticulata var. pinnatipartita	5	M. ISHIKAWA 1921a
„ *chelidoniifolia*	5	„ 1921a
„ *repens*	8	„ 1921a
„ *Matsumurae*	8	„ 1921a
„ *tamagawensis*	8 (anstatt 7—8!)	„ 1921a
„ *Raddeana*	9	„ 1921a
„ *triangulata*	9	„ 1921a
„ *dentata var. genuina*	12	„ 1921a
„ „ *var. albiflora*	12	„ 1921a
„ „ *var. alpicola*	7	„ 1921a
„ *chinensis*	16	„ 1921a
Reichardia (Picridium) hispanica	* 8	BORGENSTAM 1922

Zu Seite 587.

Canna indica	9	auch BELLING 1921a
„ „ *var. „Gladiator“ (= Hero)*	* $\frac{27}{2}$	„ 1921a

Zu Seite 606 (Anm. 1).

Ferner kämen die F_1-Individuen aus der Kreuzung zwischen *Papaver orientale* × *somniferum* in Betracht, die YASUI (1921) erzielte. Schon jetzt sagt er, daß sehr verschiedene Chromosomenzahlen und -Garnituren hier vorhanden sind.

Zu Seite 609.

Die systematisch unterschiedenen Gruppen bei *Lactuca (Lactuca s. str., Crepidiastrum, Paraixeris* und *Ixeris)*, die neuerdings auch als besondere Gattungen gewertet sind, stimmen genau bezüglich der Form, Größe und Zahl der Chromosomen mit den von M. ISHIKAWA (1921a) karyologisch unterschiedenen Gruppen überein. Bei *Lactuca* haben die untersuchten Species in der heterotypen Prophase 9 Chromosomen, bei *Crepidiastrum* 5 von mehr länglicher Form, bei *Paraixeris* 5 von mehr kugeliger Form, endlich bei *Ixeris* lassen sich die übrigen vereinigen, und M. ISHIKAWA sondert nur noch *Lactuca dentata* als besonderen Typus heraus. —

Zu Seite 610.

Lactuca dentata mit 7 und 12 Chromosomen.

Zu Seite 611/12.

Isoetes mit 11 und ca. 22 Chromosomen.
Syringa mit „ca. 20“ und 24 Chromosomen.
Lactuca mit 5, 7, 8, 9, 11—12, 12, 16, 24 Chromosomen.

Zu Seite 616.

Über *Triticum*-Kreuzungen arbeitete ferner SAX (1921). Er fand, daß mit der Erhöhung der Chromosomenzahl auch die Anpassungsfähigkeit des Individuums wächst. „Thus the 21 chromosome wheats are the most adaptable, and the 7 chromosome wheats are the least adaptable“ (nach dem Referat in Bot. Gaz., vol. 73, S. 155).

Zu Seite 617.

Positive Angaben, daß eine Kreuzung zwischen verschiedenchromosomigen Species gelang, haben wir auch neuerdings durch TAKAMINE (1921) für *Isoetes*, durch YASUI (1921) für *Papaver* erhalten.

Zu Seite 619.

Gerade die letztgenannte Möglichkeit, diploide Sexualzellen zu erzielen, scheint für „gute Arten“ doch in erster Linie in Betracht zu kommen. Wenigstens berichtet BELLING (1921b) neuerdings, daß es schon durch Kälteeinwirkungen, wie sie in der freien Natur oft vorkommen mögen, möglich ist, die Zellteilung zu inhibieren und nur die Kernteilung zu Ende führen zu lassen. Dann würden sich die eben gebildeten Tochterkerne bei der ersten oder zweiten Reifeteilung wieder miteinander vereinigen und einen diploiden Kern ergeben. Er hat es selbst bei *Stizolobium, Datura* u. a. Species beobachtet. Spontan beobachtete ähnliches YASUI (1921) bei *Papaver*-Hybriden (vgl. auch nachtr. Zusatz zu S. 504). Gleichfalls konnte Frl. BORGENSTAM (1922) durch Erniedrigung der Temperatur Kernfusionen im Archespor und infolgedessen eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in der heterotypen Prophase hervorrufen (s. a. oben S. 426).

Zu Seite 631.

Ein Kleinerwerden der Chromosomen bei Vergrößerung der Zahl bildet auch TAKAMINE (1921) für die Gattung *Isoetes* ab.

Zu Seite 645.

Belling (1921b) fand bei „*Hero*“-Individuen von *Datura* und *Canna*, daß hier, wenigstens in den Prophasen der heterotypen Teilung, die Chromosomen typisch in „Triaden“ gelagert sind. Sie verteilen sich dann während der Metaphase so, daß zwei zu einem, einer zum anderen Pol wandern (vgl. a. Zusatz zu S. 437).

Zu Seite 653 (Anm. 1).

Blakeslee (1921b) gibt zu erwägen, ob der von Bateson und Pellew beschriebene Fall der „Rogues“ bei den Erbsen nicht überhaupt ganz anders zu erklären sei und auf Übertragung eines cytoplasmatischen Virus durch den Samen beruhe. Doch verwahrt er sich ausdrücklich dagegen, etwas Definitives aussagen zu wollen.

Zu Seite 662 (Anm. 2).

Shull (1921) schlägt gleichfalls vor, unter dem Wort „Mendeln“ nur die von Mendel selbst unmittelbar erkannten Gesetzmäßigkeiten zu subsumieren. Alle Vererbungsvorgänge auf chromosomaler Basis bezeichnet er als Zeuxis, alle, die auf cytoplasmatischer Vererbung beruhen, als Exozeuxis. Erstere wird in Monozeuxis, bei der nur ein Chromosomenpaar Überträger der fraglichen Gene ist, eingeteilt, und in Pleiozeuxis, wo mehrere Chromosomen in Betracht kommen. Endlich könnte man unter Anomozeuxis diejenigen Fälle rechnen, bei denen Unregelmäßigkeiten während der Mitose für die Chromosomenverteilung mitspielen. Es bleibt abzuwarten, ob sich diese Nomenklatur durchsetzen wird. Ich muß gestehen, daß ich in dieser Hinsicht etwas skeptisch veranlagt bin.

Zu Seite 664.

Möglich wäre selbst der Fall, daß eine und dieselbe Pflanze sowohl nackte ♂ Kerne wie Kerne mit „Eigenplasma“ in die Eizelle übertreten ließe. Dahin gehört z. B. *Myricaria* nach Frisendahl (1912): vgl. auch oben unsere Angaben auf S. 485 u. 486.

Zu Seite 667.

v. Ubisch (1922) weist darauf hin, daß bei *Melandryum* die Koppelung der Schmalblättrigkeit mit dem ♂ Geschlecht doch nicht ganz absolut ist, da auch, wenngleich sehr selten (Shull 1914b), schmalblättrige Weibchen auftreten. Es würden also die Gene wohl in verschiedenen Chromomeren eines Chromosoms liegen müssen.

Zu Seite 671.

Frl. v. Ubisch wies neuerdings in einer mündlichen Unterhaltung mit mir darauf hin, daß der Unterschied zwischen *Antirrhinum* und *Drosophila* bezüglich der „absoluten“ Koppelung der Gene vielleicht nur durch unsere Bezeichnungsweise vorgetäuscht sei. Denn es stände ja nichts im Wege, die Gene eines und desselben Chromomers, wenn wirklich niemals ein Koppelungsbruch einträte, als ein einziges Gen aufzufassen, welches nur in so verschiedener Weise „wirken“ würde, daß man von der Kenntnis der Außenmerkmale aus dazu gekommen wäre, mit mehreren Faktoren zu operieren. In Baurs Beispiel wären also die Gene, die er mit X, M, J und 𝔄 bezeichnet, tatsächlich nur ein Gen.

Zu Seite 677.

Zum Verständnis der Wirkungsweise „unharmonischer“ Chromosomen können auch jene Erwägungen beitragen, die v. UBISCH (1922) für bestimmte Combinationen von Genen bei *Melandryum* anstellt. Sie zeigte nämlich, daß die Pollenkörner mit der Zusammensetzung FB[1]) etwas schneller als die mit der von fb auskeimen können. Letztere aber sind noch bedeutend schneller als die, in denen Fb zusammentrat. Ginge die Verlangsamung im Stoffwechsel noch einen Schritt weiter, so würde das Pollenkorn gar nicht mehr keimen können und die Gamete wäre steril geworden.

Zu Seite 680.

Ähnlich wie bei *Lymantria* fand SEILER (1922) auch bei *Solenobia pineti* eigentümliche Chromosomenbindungen. Eine Rasse mit 30 Haploid-Chromosomen hatte eines, dessen 3 „Chromomeren“ resp. Chromomeren-Komplexe in einer anderen Rasse selbständig werden konnten. Hier lagen dann 32 Chromosomen vor. Während bei der ersteren Rasse die Gene ABC nur gekoppelt vererbt werden können, ist in der letzteren freier Austausch nach MENDEL-Art möglich.

SEILER möchte am liebsten sämtliche MORGAN-Funde in gleicher Weise erklären und jegliche Chiasmatypie leugnen. Das erscheint mir viel zu weit gegangen, wie wir im Text näher ausführten, zumal in einem Zeitpunkte, wo der cytologische Beweis, den MORGAN noch forderte, durch GELEI (1921) so gut wie erbracht ist (s. nachtr. Zusatz zu S. 397).

Zu Seite 683.

Eine sehr eigenartige Beobachtung machte DE LITARDIÈRE (1921b). Bei dem oben (S. 440) eingehend cytologisch geschilderten Farnbastard *Polypodium Schneideri* sollen die Chromosomen des einen Elters, nämlich die von *P. aureum*, in eigenartiger Weise sich verändern, was dem neuen Milieu zugeschrieben wird. Sie werden dabei besonders chromatophil. Vielleicht handelt es sich hier aber doch nur um eine Form von Degeneration der Chromosomen. Leider ist der genannte Bastard steril. Die Frage der Chromosomenveränderung durch „Milieueinfluß“ und evtl. dadurch ausgelöste „Mutationen“ ist aber im Auge zu behalten.

Zu Seite 684.

LOEW (1919) setzt erneut auseinander, wie pyro- und metaphosphorsaures Natron ebenso wie oxalsaures Kali den Kern einer *Spirogyra* binnen 4 Minuten seitlich contrahieren, indem die Salze voraussichtlich dem Nucleus den Kalk entziehen. Dikaliumorthophosphat übt dagegen zwar in 1 % Lösung „eine wenn auch sehr langsame ähnliche Giftwirkung auf den Kern“ aus (nach freundlicher briefl. Mitteilung), aber bei 0,5 % Lösung ist die Wirkung erst nach 30 Minuten in einer kleinen Anzahl von Zellen zu bemerken. 0,1 % Lösungen sind gar nach 3 Tagen noch ganz wirkungslos, während die vorher genannten kalkfällenden Salze in der gleichen Concentration den Kern bereits in ca. 3 Stunden contrahiert hatten.

---

[1]) Mit F resp. f sind die das Geschlecht bedingenden Gene bezeichnet, mit B resp. b die Faktoren, die für ein breites resp. schmales Laubblatt verantwortlich gemacht werden.

Diese schwache Wirkung der orthophosphorsauren Alkalisalze erscheint sehr auffallend, da sie „noch bei gleich hoher Verdünnung Kalk ausfällen können . . . Hier spricht m. E. doch eine gewisse Festigkeit der Kalkbindung an die Nucleoproteide des Zellkerns mit, die eben nicht alle kalkfällenden Salze überwinden können".

Niedere Algen, z. B. gewisse „*Palmella*"-Arten, können nach LOEW ganz ohne Kalk auskommen. Dieser dürfte hier auch nicht an den Nucleus gebunden sein. Ganz entsprechend war bei Versetzen genannter Organismen in pyro- oder metaphosphorsaures Natron noch nach 10 Tagen keine Giftwirkung zu bemerken.

Citierte Literatur

Vorbemerkung

In der folgenden Zusammenstellung sind die Publikationen bei Männern, die ihre Namen geändert haben, nach dem späteren Namen citiert, und es findet sich nur ein Hinweis auf den früheren. So findet man COHNHEIM unter KESTNER, SCHAARSCHMIDT unter V. ISTVÁNFFY. Bei Frauen, die ihre Namensänderung nur ihrer Heirat verdanken, wurde teils der Mädchenname stehen gelassen, dann nämlich, wenn die Verf. unter diesem als Hauptnamen auch nach ihrer Verheiratung weiter publicierte, so Miß FRASER = Mrs. GWYNNE-VAUGHAN, Miß STOPES = Mrs. GATES, Miß SYKES = Mrs. THODAY, oder aber nach schweizerischem Muster wurde der Doppelname gewählt, so Frau HAASE-BESSELL, Frau SCHNIEWIND-THIES usw.

ACQUA, C. 1891. Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. Malpighia, vol. 5, S. 3—39, Taf. 1—2.

— 1910. Sulla formazione della parte e sull' accressimento in masse di plasma prive di nucleo. Annali di Botanica, vol. 8, S. 43—50.

— 1913. La degenerazione nucleare provocata dall' uranio nella cellula vegetale. Atti r. Accad. Lincei Roma, vol. 22, S. 390—392.

ACTON, E. 1914. Observations on the cytology of the Chroococcaceae. Ann. of Bot., vol. 28, S. 433—454, Taf. 33—34.

— 1916. Studies on nuclear division in Desmids. I *Hyalotheca dissiliens* (Sm) Bréb. Ann. of Bot., vol. 30, S. 379—382, Taf. 8. 4 Fig.

AFZELIUS, K. 1916. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svensk bot. Tidskr., Bd. 10, S. 183—227. 67 Fig.

— 1918. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. Acta Horti Bergiani, Bd. 6, No. 3, 12 S. 10 Fig.

— 1920. Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der *Aponogetonaceae*. Svensk bot. Tidskr., Bd. 14, S. 168—175. 2 Fig.

ÅKERMANN, Å. 1915. Studier öfver trådlika protoplasmabildningar i växtcellerna. Ett bidrag till kännedomen om protoplasmats strukturer och konfiguration. Lunds Universit. Årsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 12, Nr. 4, 64 S., 28 Fig.

ALEXEIEFF, A. 1912. Sur la revision du genre *Bodo* EHRBG. Archiv f. Protistkd., Bd. 26, S. 413—419. 1 Fig.

— 1913. Systématisation de la mitose dite „primitive". Sur la question du centriole. Archiv f. Protistkd., Bd. 29, S. 344—363. 7 Fig.

ALLARD, H. A. 1919. Gigantism in *Nicotiana Tabacum* and its alternative inheritance. Americ. Natural, vol. 53, S. 218—233.

ALLEN, CH. E. 1901. On the origin and nature of the middle lamella. Bot. Gaz., vol. 32, S. 1—34.

— 1903. The early stages of spindle-formation in the pollen-mother-cells of *Larix*. Ann. of Bot., vol. 17, S. 281—312, Taf. 14—15.

— 1904. Chromosome reduction in *Lilium canadense*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 464—470.

— 1905a. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollen-Mutterzellen von *Lilium canadense*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 42, S. 72—82, Taf. 2.

— 1905b. Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete*. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 23, S. 285—292, Taf. 13.

— 1905c. Nuclear division in the pollen mother-cells of *Lilium canadense*. Ann. of Bot., vol. 19, S. 189—258, Taf. 6—9.

— 1912. Cellstructure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum*. Willd. Archiv f. Zellforsch., Bd. 8, S. 121—188, Taf. 6—9.

ALLEN, CH. E. 1916. Four-lobed spore mother cells in *Catharinaea*. Americ. Journ. of Bot., vol. 8, S. 456—460. 2 Fig.
— 1917a. The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum*. Ann. of Bot., vol. 31, S. 269—291, Taf. 15—16.
— 1917b. A chromosome difference correlated with sex-differences in *Sphaerocarpos*. Science N. Ser., vol. 46, S. 466—467.
— 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpos*. Proceed. Americ. phil. soc., vol. 58, S. 289—316. 27 Fig.
ALLEN, R. F. 1911. Studies in spermatogenesis and apogamy in ferns. Transact. Wisconsin Acad. Sciences, arts and letters, vol. 17, S. 1—56. 6 Taf.
V. ALTEN, H. 1909. Kritische Bemerkungen und neue Ansichten über die Thyllen. Bot. Ztg., Bd. 67, I. Abt., S. 1—23, Taf. 1. 4 Fig.
ALTENBURG, E. 1916. Linkage in *Primula sinensis*. Genetics, vol. 1, S. 354—366.
ALTMANN, R. 1892. Über Kernstructur und Netzstructuren. Archiv f. Anatom. u. Physiol., Anat. Abtlg., S. 223—230, Taf. 13. 2 Fig.
AMATO, A. 1909. Über die feine Struktur der Bakterien. Centralbl. f. Bakteriolog., I. Abt., Bd. 48, S. 385—394.
AMBROŽ, A. 1909. (Entwicklungscyclus des Bacillus nitri sp. n. als Beitrag zur Cytologie der Bakterien.) Vistnik české akad. Cis Franz Josefa, S. 257ff. (Tschechisch).
ANDREWS, F. M. 1895. Development of the embryo-sac of *Jeffersonia diphylla*. Bot. Gaz., vol. 20, S. 423—424, Taf. 28.
— 1901. Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* with special reference to the behaviour of the chromosomes. Beihefte botan. Centralb., Bd. 11, S. 134—142. 1 Taf.
— 1902. Über die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, S. 1—40, Taf. 1. 5 Fig.
— 1905. The effect of gases on nuclear division. Ann. of Bot., vol. 19, S. 521—530.
— 1915. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, S. 221—253, Taf. 1. 2 Fig.
D'ANGREMOND, A. 1912. Parthenocarpie und Samenbildung bei Bananen. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 30, S. 686—691, Taf. 20.
— 1914. Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Flora, Bd. 107, S. 57—110. 14 Fig.
APSTEIN, C. 1910. Knospung bei *Ceratium tripos var. subsalsa*. Intern. Rev. f. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 3, S. 34. 2 Fig.
ARBER, A. 1914. On root development in *Stratiotes aloides* L, with special reference to the occurrence of amitosis in an embryonic tissue. Proc. Cambridge phil. soc., vol. 17, S. 369—379, Taf. 8—9.
— 1920. Studies on the binucleate phase in the plant-cell. Journ. Roy. Microsc. Soc. S. 1—21, Taf. 1. 2 Fig.
ARENS, P. 1907a. Zur Spermatogenese der Laubmoose. Dissert. Bonn. 36 S., 1 Taf.
— 1907b. Die Theorie über die Individualität der Chromosomen. Math.-naturwiss. Blätter. Sep. 8 S., 2 Fig.
ARMAND, L. 1912. Fécondation et développement de l'embryon chez les Lobéliacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, S. 1534—1536.
— 1913. Les phénomènes cinétiques de la prophase hétérotypique chez le *Lobelia Erinus*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 156, S. 1089—1090.
— 1921. Les phénomènes nucléaires de la cinèse hétérotypique chez le *Lobelia urens* et chez quelques Campanulacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 762—764.
ARMBRUSTER, L. 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta Latr.*) Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Archiv f. Zellforsch., Bd. 11, S. 242—326, Taf. 11 bis 13. 10 Fig.
ARNAUD, G. 1912. Sur la cytologie du *Capnodium meridionale* et du mycelium des Fumagines. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, S. 726—728. 1 Fig.
— 1913. La mitose chez *Capnodium meridionale* et chez *Coleosporium Senecionis*. Bull. Soc. Mycol. France, t. 29, S. 345—347, Taf. 22—23.
ARNOLDI, W. 1896. Die Entwickelung des weiblichen Vorkeimes bei den heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Ztg., Bd. 54, I. Abt., S. 159—168, Taf. 6.
— 1899. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte einiger Gymnospermen. II. Über die Corpuscula und Pollenschläuche bei *Sequoia sempervirens*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou N. Sér. t. 13, S. 405—422, Taf. 9—10. 4 Fig.

ARNOLDI, W. 1900a. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. III. Embryogenie von *Cephalotaxus Fortunei*. IV. Was sind die „Keimbläschen" oder HOFMEISTERS-Körperchen" in der Eizelle der Abietineen? (V. M.) Flora, Bd. 87, S. 46—63, 194—204, Taf. 1—3 u. 6.

— 1900b. Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaceen. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou N. Sér., t. 14, S. 449—476, Taf. 7—8. 30 Fig.

— 1903. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. VI. Über den Bau der Zellkerne im Embryo von *Gingko biloba*. VII. Die Embryobildung bei *Gingko biloba*. Ann. Inst. agronom. et forest. à Nowo-Alexandria, vol. 16, S. 1—22. 1 Taf. (Russisch mit deutschem Résumé).

— 1909. *Streblonema longiseta* n. sp. Flora, Bd. 99, S. 465—472, Taf. 4.

— 1910. Beiträge zur Morphologie der Keimung von *Salvinia natans*. Flora, Bd. 100, S. 121—139. 47 Fig.

— 1912a. Algologische Studien zur Morphologie einiger Dasycladaceen (*Bornetella*, *Acetabularia*). Flora, Bd. 104, S. 85—101, Taf. 5. 16 Fig.

— 1912b. Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. Trav. Mus. bot. Ac. Imp. Sc. St. Pétersbourg, vol. 9, S. 136—154. 33 Fig.

— 1913. Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen. II. Bau des Thalloms von *Dictyosphaeria*. Flora, Bd. 105, S. 144—161, Taf. 6. 23 Fig.

— u. BOENICKE, L., 1911. Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes, Gymnospermes et Angiospermes. Biolog. arbejder tillegn. E. WARMING S. 193—201. 2 Fig.

ARTOPAEUS, A. 1903. Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwickelung der Samen der Ericaceen. Flora, Bd. 92, S. 309—345. 84 Fig.

ARZBERGER, E. G. 1911. The fungous root-tubercles of *Ceanothus americanus*, *Elaeagnus argentea* and *Myrica cerifera*. Ann. Rept. Missouri botan. Garden, vol. 21, S. 60—102, Taf. 6—14.

ASKENASY, E. 1888. Über die Entwickelung von *Pediastrum*. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 6, S. 127—138, Taf. 6.

ASPLUND, E. 1920. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 61, Nr. 3, 66 S. 58 Fig.

ATKINSON, G. F. 1899. Studies on reduction in plants. Bot. Gaz., vol. 28, S. 1—26, Taf. 1—6.

— 1915. Phylogeny and relationships in the Ascomycetes. Ann. Missouri Bot. Garden, vol. 2, S. 315—376. 10 Fig.

ATWELL, R. S. 1914. The appearance of polar bodies in the spermatogenous tissue of *Ricciocarpus natans* (L) CORDA. Bull. Torrey bot. Club, vol. 41, S. 333—336, Taf. 8.

AUERBACH, L. 1890. Zur Kenntnis der tierischen Zellen. 1. Mitteil. Über zweierlei chromatophile Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. Akad. d. Wissensch. Berlin, S. 735 bis 744.

— 1891. Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen. Sitz.-Ber. Akad. d. Wissensch. Berlin, S. 713—750.

BABCOCK, E. B. 1915. Walnut mutant investigations. Science N. Ser., vol. 42, S. 394.

— 1920. *Crepis*—a promising genus for genetic investigations. Americ. Natural, vol. 54, S. 270—276.

— u. COLLINS, J. L. 1920. Interspecific hybrids in Crepis. I. *Crepis capillaris* (L). WALLR. × *C. tectorum* L. Proceed. Nation. Acad. of scienc., vol. 6, S. 670—673.

BABES, V. 1889. Über isoliert färbbare Anteile von Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 5, S. 173—190, Taf. 2.

BABIY, J. 1913. Über das angeblich konstante Vorkommen von Jod im Zellkern. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 31, S. 35—47.

BACCARINI, J. 1895. Sui cristalloidi fiorali di alcune Leguminose. Bull. Soc. botan. ital., S. 139—144.

— 1896. Berichtigung. Botan. Centralbl., Bd. 66, S. 76—77.

— 1908. Sulle cinesi vegetative del „*Cynomorium coccineum L*". Nuovo giorn. bot. ital. N. Ser., vol. 15, S. 189—204, Taf. 7.

BACHMANN, FR. M. 1913. The origin and development of the apothecium in *Collema pulposum* (BERNH.) ACH. Archiv f. Zellforsch., Bd. 10, S. 369—430, Taf. 30—36.

BACHMANN, H. 1904. *Cyclotella bodanica var. lemanica* O. MÜLLER im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, S. 106—133, Taf. 1.

v. Baehr, W. B. 1909. Die Ovogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, S. 269—333, Taf. 12—15.

— 1920. La spermatogenèse et l'ovogenèse chez le *Saccocirrhus maior* suivies d'une discussion générale sur le mécanisme de la réduction chromatique. Cellule t. 30, S. 381—457, 2 Taf.

Bailey, J. W. 1919. Phenomena of cell division in the cambium of arborescent Gymnosperms and their cytological significance. Proceed. Natur. Acad. of scienc., vol. 5, S. 283—285.

— 1920a. The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. Proceed. Natur. Acad. of scienc., vol. 6, S. 197—200. 8 Fig.

— 1920b. The cambium and its derivative tissues. III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. Americ. Journ. of Botan., vol. 7, S. 417—434, Taf. 26—29.

Balicka-Iwanowska, G. 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora, Bd. 86, S. 47—71, Taf. 3—10.

Ballantine, A. J. 1909. A preliminary note on the embryosac of *Protea lepidocarpon* R. Br. Ann. of Bot., vol. 23, S. 161—162.

Ballowitz, E. 1898. Über Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. Biolog. Centralbl., Bd. 18, S. 286—299.

Balls, W. L. 1905. The cytology of cotton. Prel. N. New Phytol., vol. 4, S. 222.

— 1906. The sexuality of cotton. Yearbook Khediv. agric. Soc. Cairo. 26 S., 9 Taf.

— 1910. The mechanism of nuclear division. Ann. of Bot., vol. 24, S. 653—665, Taf. 54.

Bally, W. 1911. Cytologische Studien an Chytridineen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 50, S. 95—156, Taf. 1—5.

— 1912. Chromosomenzahlen bei *Triticum*- und *Aegilops*-Arten. Ein cytologischer Beitrag zum Weizenproblem. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 30, S. 163—172, Taf. 8.

— 1916. Zwei Fälle von Polyembryonie und Parthenokarpie. Verh. Schweiz. Naturf. Gesellsch., 98. Jahres-Vers., Schuls. II. Teil. Sep. 2 S.

— 1919a. Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*arten. Vererbung und Zytologie. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 20, S. 177—240, Taf. 1—4. 4 Fig.

— 1919b. Einige Bemerkungen zu den amitotischen Kernteilungen der Chytridineen. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 37, S. 115—122. 2 Fig.

Baltzer, F. 1909. Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, S. 549—632, Taf. 37—38. 25 Fig., 8 Tab.

— 1910. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 497—621, Taf. 25—29. 19 Fig.

— 1911. Zur Kenntnis der Mechanik der Kernteilungsfiguren. Archiv f. Entwickl.-Mechan., Bd. 32, S. 500—523, Taf. 19. 2 Fig.

van Bambeke, Ch. 1902. Le mycelium de „*Lepiota meleagris*“ (Sow) Sacc. (*Coccobotrys xylophilus* [Fr] Bond. et Pat.). Mém. de l'Acad. royale d. scienc., d. lettres et de beaux arts de Belgique, t. 54. 57 S., 7 Taf.

— 1903. Sur l'évolution nucléaire et la sporulation chez *Hydnangium carneum* Wallr. Mém. de l'Acad. royale d. scienc., de lettres et de beaux arts de Belgique, t. 54. 44 S., 3 Taf.

Baranetzky, J. 1880. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Botan. Ztg., Bd. 38, Sp. 241—248, 265—274, 281—296, Taf. 5.

Baranow, P. 1915. (Die Entwicklung des Embryosacks bei *Spiranthes australis* und *Serapias pseudocordigera*.) Bull. d. Soc. Imp. d. Natur. Moscou. N. ser., t. 29, S. 74 bis 92. 29 Fig. (s. Ref. Journ. Microscop. Soc. London, 1917, S. 232—233).

Barber, C. A. 1889. On the structure and development in *Laminaria bulbosa* Lam. Ann. of Bot., vol. 3, S. 41—64, Taf. 5—6.

Bargagli-Petrucci, G. 1905. I nucleoli durante la cariocinesi nelle cellule meristematiche di *Equisetum arvense*. N. Giorn. botan. ital. N. Ser., vol. 12, S. 699—708. 1 Taf.

Barker, B. T. P. 1902. On spore formation among the Saccharomycetes. Journ. of the federated Institutes of Brewing, vol. 8, S. 26—76. 6 Taf. (im Text).

— 1903a. The morphology and development of the ascocarp in *Monascus*. Ann. of Bot., vol. 17, S. 167—237, Taf. 12—13.

BARKER, B. T. B. 1903b. The development of the ascocarp of *Ryparobius*. Rep. Brit. Ass. Adv. of scienc. Southport, vol. 73, S. 849—850.
— 1904. Further observations on the ascocarp of *Ryparobius*. Rep. Brit. Ass. Adv. of sienc. Cambridge, vol. 74, S. 825—826.
BARRETT, J. T. 1912a. Development and sexuality of some species of *Olpidiopsis* (CORNU.) FISCHER. Ann. of Bot., vol. 26, S. 209—238, Taf. 23—26.
— 1912b. The development of *Blastocladia stangulata* n. sp. Bot. Gaz., vol. 54, S. 353—371, Taf. 18—20.
BARTLETT, H. H. 1915a. The mutations of *Oenothera stenomeres*. Americ. Journ. of Botan., vol. 2, S. 100—109. 4 Fig.
— 1915b. The experimental study of genetic relationships. Americ. Journ. of Botan., vol. 2, S. 132—155.
— 1916a. Anomalous endosperms and the problem of bud sports. Bot. Gaz., vol. 62, S. 247—248.
— 1916b. The status of the mutation theory with especial reference to *Oenothera*. Americ. Natural., vol. 50, S. 513—529.
BATESON, W. 1909. MENDELS principles of heredity. Cambridge. 396 S., 3 Portr., 6 Taf.
— 1916. Heredity. Smithsonian Report, Publicat. 2396. S. 359—394.
— 1920. Genetic segregation. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 91, S. 358—368.
— u. PELLEW, C. 1920. The genetics of „Rogues" among culinary peas *(Pisum sativum)*. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 91, S. 186—195.
— u. PUNNETT, R. C., 1911. On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. of Genetics, vol. 1, S. 293—302, Taf. 40.
— SAUNDERS, E. R. u. PUNNETT, R. C., 1905. Report II. Experimental studies in the physiology of heredity. Reports to the evolut. Committ. of the royal society. 154 S. London.
— — — 1906. Report III. Experimental studies on the physiology of heredity. Reports to the evolut. Committ. of the royal society. 53 S. London.
— — — 1908. Report IV. Experimental studies in the physiology of heredity. Reports to the evolut. Committ. of the royal society, S. 1—40. 1 Fig. London.
— u. SUTTON, J., 1919. Double flowers and sex-linkage in *Begonia*. Journ. of Genetics, vol. 8, S. 199—207, Taf. 8.
BAUM, J. P. 1900. Über Zellteilungen in Pilzhyphen. Diss. Basel. 36 S., 3 Taf.
BAUMGÄRTEL, O. (†). 1920. Das Problem der Cyanophyceenzelle. Archiv f. Protistkd., Bd. 41, S. 50—148, Taf. 3.
BAUR, E. 1909. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort" von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 1, S. 330—351. 20 Fig.
— 1910. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 4, S. 81—102. 2 Fig.
— 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 293 S., 9 Taf., 80 Fig. Berlin.
— 1912. Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 8, S. 335—336.
— 1915. Referat über TH. BOVERI: Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 14, S. 47—48.
— 1918. Über eine eigentümliche mit absoluter Koppelung zusammenhängende Dominanzstörung. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 36, S. 107—111.
— 1919. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 3. und 4. Aufl. 410 S., 10 Taf., 142 Fig. Berlin.
BAVINK, B. 1921. Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaft. 2. Aufl., 423 S., 65 Fig. Leipzig.
BAYLISS, J. S. 1902. Note on some nuclei found in grasses. New Phytol., vol. 11, S. 128. 1 Fig.
BAYLISS, W. M. 1920. The properties of colloidal systems. IV. Reversible gelation in living protoplasm. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 91, S. 196—201.
DE BEAUREPAIRE ARAGÃO, H. 1910. Untersuchungen über *Polytomella agilis* n. g. n. sp. Memorias do Instit. OSWALDO CRUZ, Bd. 3, S. 42—57, Taf. 3.
BEAUVERIE, J. 1906. Evolution de la protéine, des cristalloides et du noyau dans les graines, au cours de la germination. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 61, S. 556—557.
— 1911. L'hypothèse du mycoplasma et les corpuscules métachromatiques. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 107, S. 612—615.

BEAUVERIE, J. u. GUILLIERMOND, A. 1903. Etude sur la structure du *Botrytis cinerea*. Centralbl. f. Bakter., II. Abt., Bd. 10, S. 275—281, 311—320, 14 Fig.

BECHHOLD, H. 1919. Die Kolloide in Biologie und Medizin. 2 Aufl. 527 S., 3 Taf., 69 Fig. Dresden u. Leipzig.

BECKER, K. E. 1920. Untersuchungen über die Ursache der Sterilität bei einigen Pomaceen. Diss. Halle. 43 S., 1 Taf.

BEER, R. 1899. On the multinuclear cells of some grasses. Natur. Scienc., vol. 15, S. 434—439, Taf. 1—2.

— 1903. The chromosomes of *Funaria hygrometrica*. New Phytolog., vol. 2, S. 166.

— 1905. On the development of the pollen grain and anther of some *Onagraceae*. Beihefte botan. Centralbl., Bd. 19, I. Abt., S. 286—313, Taf. 3—5.

— 1906a. On the development of the spores of *Helminthostachys zeylanica*. Ann. of Bot., vol. 20, S. 177—186, Taf. 11—12.

— 1906b. On the development of the spores of *Riccia glauca*. Ann. of Bot., vol. 20, S. 275—291, Taf. 21—22.

— 1907. The supernumerary pollen-grains of *Fuchsia*. Ann. of Bot., vol. 21, S. 305—307.

— 1909. The development of the spores of *Equisetum*. New Phytolog., vol. 8, S. 261—266.

— 1911. Studies in spore development. Ann. of Bot., vol. 25, S. 199—214, Taf. 13.

— 1912. Studies in spore development. II. On the structure and division of the nuclei in the *Compositae*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 705—726, Taf. 56—57.

— 1913. Studies in spore development. III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense*. Ann. of. Bot., vol. 27, S. 643—659, Taf. 51—53.

— 1921. Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. Journ. of Genetics, vol. 11, S. 213—226, Taf. 22—24.

— u. ARBER, A. 1915. On the occurrence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. Ann. of Bot., vol. 29, S. 597—598.

— — 1919. On the occurrence of multinucleate cells in vegetative tissues. Proc. Roy. Soc., Ser. B., vol. 91, S. 1—17, Taf. 1, 2 Fig.

— — 1920. On multinucleate cells: an historical study (1879—1919). Journ. Roy. microsc. Soc., S. 23—31.

BEHRENS, J. 1886. Beitrag zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 4, S. 92—103.

— 1890a. Einige Beobachtungen über die Entwickelung des Oogons und der Oosphäre von *Vaucheria*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 8, S. 314—318.

— 1890b. Zur Kenntnis einiger Wachstums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabilischen Zelle. Bot. Ztg., Bd. 48, Sp. 81—88, 97—101, 113—117, 129 bis 134, 145—150.

BEIJERINCK, M. W. 1894. *Schizosaccharomyces octosporus*, eine achtsporige Alkoholhefe. Centralbl. f. Bakter., Bd. 16, S. 49—58, Taf. 1.

— 1917. De enzymtheorie van de erfelijkheid. Verslag k. Akad. d. Wetensch. Amsterdam. D. 25, Wis- en nat. Afdeel., S. 1231—1245.

BELAJEFF, W. 1889. Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gefäßkryptogamen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 7, S. 122—125.

— 1891. Zur Lehre von dem Pollenschlauch der Gymnospermen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 9, S. 280—286, Taf. 18.

— 1894a. Über Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora, Bd. 79, S. 1—48, Taf. 1.

— 1894b. Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Bd. 79, S. 430 bis 441, Taf. 12—13.

— 1897a. Über den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 15, S. 337—339.

— 1897b. Über die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ber. d. D. bot. Ges., V. M. Bd. 15, S. 339—342.

— 1897c. Über die Ähnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 15, S. 342—345.

— 1897d. Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 15, S. 345—349.

— 1898a. Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkerns. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 16, S. 27—34, 3 Fig.

— 1898b. Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 16, S. 140—144, Taf. 7.

Belajeff, W. 1899. Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 17, S. 199—205, Taf. 15.
Bělař, K. 1921. Protozoenstudien. III. Archiv f. Protistenkde. Bd. 43, S. 431 bis 462, Taf. 15—19, 5 Fig.
Belling, J. 1914. The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, S. 303 bis 342, 17 Fig.
— 1915. On the time of segregation of genetic factors in plants. Americ. Natural., vol. 49, S. 125—126.
— 1921a. On counting chromosomes in pollen-mother cells. Americ. Natural., vol. 55, S. 573—574.
— 1921b. The behavior of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. Proceed. Nation. Acad. of scienc., vol. 7, S. 197—201. 2 Fig.
Benecke, W. 1912. Bau und Leben der Bakterien. 650 S. 105 Fig. Berlin und Leipzig.
van Beneden, E. 1876. Recherches sur les Dicyémides, survivants actuelles d'un embranchement Mésozoaires. Bull. Acad. Roy. Belgique, t. 41, S. 1160—1205, t. 42, S. 35—97, 3 Taf.
— 1883. Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Archiv. de Biolog., t. 4, S. 265—640, Taf. 10—19III.
— u. Neyt, A. 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. royale d. Belgique. 3 sér., t. 14, S. 215—295, Taf. 1—6.
Bennett, A. W. 1892. Non-sexual propagation and septation of *Vaucheria*. Ann. of Bot., vol. 6, S. 152—154.
Bensaude, M. 1917. Sur la sexualité chez les champignons Basidiomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 165, S. 286—289.
— 1918. Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. L'alternance de génération et la sexualité chez les champignons Basidiomycètes. Thèse. Nemours, 156 pp., 13 Taf., 30 Fig.
Benson, M. 1894. Contributions to the embryology of the Amentiferae, I. Transact. Linn. Soc. II Ser., vol. 3., Botany, S. 409—424, Taf. 67—72.
— , Sanday, E. u. Berridge, E. 1906. Contributions to the embryology of the Amentiferae. Pt. 2. *Carpinus betulus*. Transact. Linn. Soc., II. Ser., vol. 7, Botany, S. 37—44, Taf. 6.
Benthley, B. H. 1907. Cell-division in *Merismopoedia glauca*. Rep. Brit. Ass. Adv. of Science. Leicester, vol. 77, S. 693.
Berg, W. 1903. Beiträge zur Theorie der Fixation mit besonderer Berücksichtigung des Zellkerns und seiner Eiweißkörper. Archiv f. mikrosk. Anatom., Bd. 62, S. 367—430, 3 Fig.
— 1905. Weitere Beiträge zur Theorie der histologischen Fixation (Versuche an nucleinsaurem Protamin). Archiv f. mikrosk. Anatom., Bd. 65, S. 298—357.
Berghs, J. 1904a. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium (speciosum)*. Cellule, t. 21, S. 171—189, 1 Taf.
— 1904b. Desgl. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitiv, dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum*. Cellule, t. 21, S. 383—397, 1 Taf.
— 1905a Desgl. III. La microsporogénèse de *Convallaria maialis*. Cellule, t. 22, S. 43—53, 1 Taf.
— 1905b. Desgl. IV. La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. Cellule, t. 22, S. 141—160, 2 Taf.
— 1905c. Le fuseau hétérotypique de *Paris quadrifolia*. Cellule, t. 22, S. 203 bis 214, 2 Taf.
— 1906. Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. Cellule, t. 23, S. 53—86, 3 Taf.
— 1907. Les cinèses somatiques dans le *Marsilia*. Cellule, t. 25, S. 73—84, 1 Taf.
Berlese, A. N. 1898. Über die Befruchtung und Entwicklung der Oosphäre bei den Peronosporeen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31, S. 159—196, Taf. 4—7.
Berliner, E. 1909. Flagellatenstudien. Archiv f. Protistkd., Bd. 15, S. 297—326.
Bernard, Ch. 1900. Recherches sur les sphères attractives de *Lilium candidum*, *Helosis guyanensis* etc. Journal de Bot., t. 14, S. 118—124, 177—188, 206—212, Taf. 4—5.
— 1903. Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. Journal de Bot., t. 17, S. 23—32, 62—68, 117—137, 168—197, Taf. 1—7.

BERNARD, CH. 1905. Quelques remarques à propos des centres kinétiques. Journal de Bot., t. 19, S. 80—88, 89—97, Taf. 3.
BERNARD, N. 1909. L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commensaux. Ann. sc. nat. Sér. IX, Bot., t. 9, S. 1—196, Taf. 1—4, 28 Fig.
BERNIMOULIN, E. 1884. Note sur la division des noyaux dans le *Tradescantia virginica*. Bull. soc. royale Bot. Belgique, t. 23, S. 7—14, 2 Fig.
BERNSTEIN, J. 1912. Elektrobiologie: die Lehre von den elektrischen Vorgängen im Organismus auf moderner Grundlage dargestellt. 215 pp, 62 Fig. Braunschweig.
BERRIDGE, E. M. 1909. Fertilization in *Ephedra altissima*. Ann. of Bot., vol. 23, S. 509—512, Taf. 36.
— u. SANDAY, E. 1907. Oogenesis and embryogeny in *Ephedra distachya*. New Phytol., vol. 6, S. 127—134, 167—174, Taf. 2—3.
BERTHOLD, G. 1880. Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Dasycladus clavaeformis* Ag. Nachr. kgl. Gesellsch. Wissensch. Göttingen, S. 157—160.
— 1881. Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitteil. zool. Stat. Neapel, Bd. 2, S. 72—82.
— 1886. Studien über Protoplasmamechanik. 332 pp., 7 Taf. Leipzig.
— 1897. Bemerkungen zu der vorstehenden Abhandlung von FR. OLTMANNS: „Über Scheincopulationen bei *Ectocarpus* und anderen Algen". Flora, Bd. 83, S. 415 bis 425.
BEZSSONOFF, N. 1913. Notice sur le développement des conidiophores et sur les phénomènes nucléaires qui l'accompagnent chez le *„Sphaerotheca Mors uvae"* (SCHWEIN. BERK. et CURT.) et le *„Microsphaera Astragali"* (s. *Erysiphe Astr.*) (D. C.) TRÈV. Bull. Soc. mycol. France, t. 29, S. 279—291, Taf. 14—19.
— 1914. Sur quelques faits relatifs à la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les *Erysiphaceae*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 158, S. 1123—1125.
— 1919. Über die Züchtung von Pilzen auf hoch concentrierten rohrzuckerhaltigen Nährböden und über die Chondriomfrage. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 37, S. 136 bis 148, Taf. 1.
BILLINGS, FR. H. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, Bd. 88, S. 253—318, 101 Fig.
— 1904. A study of *Tillandsia usneoides*. Bot. Gaz., vol. 38, S. 99—121, Taf. 8 bis 11, 1 Fig.
— 1910. The nutrition of the embryosac and embryo in certain *Labiatae*. Kansas Univ. Bull., vol. 5, S. 67—83, Taf. 11—14.
BIOURGE, PH. 1892. Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. Cellule, t. 8, S. 45—80, 2 Taf.
BISBY, G. R. 1914. Some observations on the formation of the capillitium and the development of *Physarella mirabilis* PECK. and *Stemonitis fusca* ROTH. Amer. Journ. of Bot., vol. 1, S. 274—288, Taf. 24.
BLAAUW, A. H. 1918. Licht und Wachstum. III. Die Erklärung des Phototropismus. Med. Landbouwhoogeschool Wageningen, Bd. 15, S. 89—204, Taf. 11—14.
BLACK, C. A. 1913. The morphology of *Riccia Frostii* AUST. Ann. of. Bot., vol. 27, S. 511—532, Taf. 37—38.
BLACKBURN, K. B. u. HARRISON, J. W. H. 1921. The status of the British Rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of Bot., vol. 35, S. 159—189, Taf. 9—10, 5 Fig.
BLACKMAN, V. H. 1898. On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris* L. Phil. Transact. Roy. Soc., Ser. B., vol. 190, S. 395 bis 426, Taf. 12—14.
— 1904. On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the *Uredineae*. Ann. of Bot., vol. 18, S. 323—373, Taf. 21—24.
— 1911 a. On pseudomitosis in *Coleosporium*. Rep. brit. Assoc. Advanc. of sci. Sheffield, vol. 81, S. 779.
— 1911 b. On the vermiform male nuclei of *Lilium*. Rep. brit. Assoc. Advanc. of sci. Sheffield, vol. 81, S. 779.
— 1911 c. The nucleus and heredity. New Phytol., vol. 10, S. 90—99.
— u. FRASER, H. C. J. 1905 a. Fertilization in *Sphaerotheca*. Ann. of Bot., vol. 19, S. 567—569.
— — 1905 b. On the sexuality and development of the ascocarp of *Humaria granulata* QUÉL. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B., vol. 77, S. 354—368, Taf. 13—15.

Blackman, V. H. u. Fraser, H. C. J. 1906. Further studies on the sexuality of the *Uredineae*. Ann. of Bot., vol. 20, S. 35—48, Taf. 3—4.
— u. Welsford, E. J. 1912. The development of the perithecium of *Polystigma rubrum* DC. Ann. of Bot, vol. 26, S. 761—767, Taf. 70—71.
— — 1913. Fertilization in *Lilium*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 111—114, Taf. 12.
— — 1916. Studies in the physiology of parasitism. II. Infection by *Botrytis cinerea*. Ann. of Bot., vol. 30, S. 389—398, Taf. 10, 2 Fig.
Blakeslee, A. F. 1920. Sexuality in *Mucors*. Science, N. Ser., vol. 51, S. 375—382, 403—409, 4 Fig.
— 1921a. Types of mutations and their possible significance in evolution. Americ. Natural., vol. 55, S. 254—267.
— 1921b. An apparent case of Non-Mendelian inheritance in *Datura* due to a disease. Proceed. Nation. Acad. of scienc., vol. 7, S. 116—118.
— 1921c. A graft infectious disease of *Datura* resembling a vegetative mutation. Journ. of Genetics, vol. 11, S. 17—36, Taf. 2—6.
— 1921d. The globe mutant in the jimson weed (*Datura Stramonium*). Genetics, vol. 6, S. 241—264, 1 Fig.
— Belling, J. u. Farnham, M. E. 1920. Chromosomal duplication and Mendelian phenomena in *Datura* mutants. Science, N. Ser., vol. 52, S. 388—390.
Blaringhem, L. 1920. Stabilité et fertilité de l'hybride *Geum urbanum* L. × *G. rivale* L. C. R. Ac. Sc., Paris, t. 170, S. 1284—1286.
Blazek, J. 1902. Über den Einfluß der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zellteilung. Abh. böhm. Akad. d. Wiss., Kl. II, Nr. 17, 20 S. (Tschechisch m. deutsch. Résumé).
Bliss, M. C. 1912. A contribution to the life-history of *Viola*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 155—163, Taf. 17—19.
Blochmann, F. 1886. Über eine neue *Haematococcus*-Art. Hab. Schrift Heidelberg. 22 S., 2 Taf.
— 1894a. Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Centralbl., Bd. 14, S. 82—91, 3 Fig.
— 1894b. Über die Kernteilung bei *Euglena*. Biol. Centralbl., Bd. 14, S. 194—197.
Blomfield, J. E. u. Schwartz, E. J. 1910. Some observations on the tumours on *Veronica Chamaedrys* caused by *Sorosphaera Veronicae*. Ann. of Bot., vol. 24, S. 35—43, Taf. 5.
Bobilioff-Preisser, W. 1916. Die Zellkernwanderung in den Haarzellen von Cucurbitaceen. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, Bd. 61, S. 644—649, 11 Fig.
— 1917a. Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 33, I. Abt., S. 248—274, Taf. 6—7.
— 1917b. Zur Physiologie des Pollens. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 34, I. Abt., S. 459—492, 18 Fig.
Boedijn, K. 1920. Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana, mut. simplex.* Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 24, S. 71—76, Taf. 1.
v. Boenicke, L. 1911a. Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, S. 59—65, Taf. 4.
— 1911b. Sur les mycorrhizes endotrophes des Orchidées, Pirolacées et Ophioglossacées. Trav. Soc. Nat. Univ. impér. Kharkow, t. 43, S. 1—32, 3 Taf. (Russisch m. franz. Résumé).
Böös, G. 1917. Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla* nebst einigen im Zusammenhang damit stehenden Fragen. Lunds Univers. Årsskrift. N. F. Afd. 2, Bd. 13, Nr. 4, 37 S., 17 Fig.
Boewig, H. 1904. The histology and development of *Cassytha filiformis* L. Contrib. Bot. Laborat. Univ. Pennsylvan., vol. 2, S. 399—416, Taf. 33—34.
Bolles Lee, A. 1913. La structure des chromosomes et du noyau au repos chez *Paris quadrifolia*. Cellule, t. 28, S. 265—300, 2 Taf.
— 1920. The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. Quart. Journ. Microsc. Scienc., vol. 65, S. 1—32, Taf. 1—2.
Bolleter, E. 1905. *Fegatella conica* (L) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 18, I. Abt., S. 327—408, Taf. 12—13, 16 Fig.
Bonazzi, A. 1915. Cytological studies of *Azotobacter chroococcum*. Journ. agr. Res., vol. 4, S. 225—240, Taf. 31—33.
Bonnet, J. 1911a. L'ergastoplasma chez les végétaux. Anat. Anz., Bd. 39, S. 67 bis 91, 7 Fig.
— 1911b. Sur les fusions nucléaires sans caractère sexuel. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, S. 969—972.

Bonnet, J. 1912a. Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploides. Archiv f. Zellforsch., Bd. 7, S. 231—241, Taf. 21—22, 1 Fig.
— 1912b. Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen chez les Angiospermes. Archiv f. Zellforsch., Bd. 7, S. 604—722, Taf. 39—45, 17 Fig.
— 1914. Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. Progr. rei bot., Bd. 5, S. 1—126, 65 Fig.
Bonnevie, Kr. 1908a. Chromosomenstudien I. Chromosomen von *Ascaris, Allium* und *Amphiuma.* Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 450—514, Taf. 11—15, 2 Fig.
— 1908b. Chromosomenstudien II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, S. 201—278, Taf. 13—19, 23 Fig.
— 1910. Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 1—35, Taf. 1—3, 4 Fig.
— 1911. Chromosomenstudien III. Chromatinreifung in *Allium Cepa* (♂). Archiv f. Zellforsch., Bd. 6, S. 190—253, Taf. 10—13.
— 1913. Über die Struktur und Genese der *Ascaris*chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, S. 433—457, 7 Fig.
Borgenstam, E. 1922. Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. Arkiv f. Botan., Bd. 17, Nr. 15, 27 S., 1 Taf.
Borgert, A. 1910. Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. Archiv f. Protistkd., Bd. 20, S. 1—46, Taf. 1—3.
— 1912. Eine neue Form der Mitose bei Protozoen. Verh. 8. internat. zool. Kongr. Graz, S. 408—418, 5 Fig., Jena.
Bornet, E. u. Flahault, Ch. 1886. Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France. Ann. sc. nat. Bot. VII sér., t. 3, S. 323 bis 381.
Borowikow, G. A. 1914. Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. Kolloid-Zeitschr., Bd. 15, S. 27—30.
Borzi, A. 1886. Le communicazioni intracellulari delle Nostochinee. Malpighia, vol. 1, S. 74—83, 97—108, 145—160, 197—211, Taf. 3.
— 1894. Sui cristalloidi nucleari di „*Convolvulus*". Contribuz. alla biol. e fisiol. vegetal., vol. 1, fasc. 1, Sep. 7 S., Messina.
Boucherie, E. 1913. Les phénomènes cytologiques de la sporogenèse chez le *Barbula muralis.* C. R. Ac. Sc. Paris, t. 156, S. 1692—1694.
Bouin, M. 1897. Contribution à l'étude du noyau des levures. Archiv. d'anat. microsc., t. 1, S. 435—457, Taf. 19.
— u. Bouin, P. 1899. Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. Archiv. d'anat. microsc., t. 2, S. 419—454, Taf. 17—18.
Boveri, M. 1902. Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 37, S. 401—445, Taf. 21—23, 25 Fig.
Boveri, Th. 1887. Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala.* Sitz.-Ber. Ges. Morphol. u. Physiol., München, Bd. 3, S. 71—80.
— 1888. Zellenstudien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala.* Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 22, S. 685—882, Taf. 19—23.
— 1890. Zellenstudien III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 24, S. 314—401, Taf. 11—13.
— 1896. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. phys. med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 29, S. 133—151, 5 Fig.
— 1899. Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. Kupffer, S. 383—430, Taf. 40—45, 6 Fig., Jena.
— 1901. Zellenstudien IV. Über die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 35, S. 1—220, Taf. 1—8, 3 Fig.
— 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. phys. med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 35, S. 67—90.
— 1904. Die Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. 130 S., 75 Fig., Jena.
— 1905. Zellenstudien V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 39, S. 445—524, Taf. 19—20, 7 Fig.

BOVERI, TH. 1907. Zellenstudien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 43, S. 1—292, 10 Taf., 73 Fig.
— 1909. Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, S. 181—268, Taf. 7—11, 7 Fig.
— 1914a. Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 43, S. 117—135.
— 1914b. Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. 64 S., 2 Fig., Jena.
— (†) 1918. Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbastarde. Archiv f. Entwickl.-Mech., Bd. 44, S. 417—471, Taf. 13—15.
BRAND, F. 1908. Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung *Cladophora*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26, S. 114—143, Taf. 5.
BRAUN, A. 1851. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. 364 S., 3 Taf. Leipzig.
BRAUN, H. 1907. Über die specifischen Chromosomenzahlen in der Gattung *Cyclops*. Zoolog. Anzeiger, Bd. 32, S. 407—412, 7 Fig.
— 1909. Die specifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, S. 449—482, Taf. 24—25, 2 Fig.
BREDEMANN, G. 1909. *Bacillus amylobacter* A. M. et BREDEMANN in morphologischer, physiologischer und systematischer Beziehung mit besonderer Berücksichtigung des Stickstoffbindungsvermögens dieser Species. Centralbl. f. Bakteriologie, II. Abt., Bd. 23, S. 385—568, 6 Taf., 13 Fig.
BRENCHLEY, W. E. 1909. On the strength and development of the grain of wheat (*Triticum vulgare*). Ann. of Bot., vol. 23, S. 117—139, Taf. 8—9, 5 Fig.
BRESLAWETZ, L. 1916. On the number of chromosomes and on the dimension of nucleus of some forms of *Antirrhinum*. Bull. of appl. Bot. Scientif. Journ. of the Bureau of appl. Bot., vol. 9, S. 281—293, 4 Fig. (russisch m. engl. Résumé).
BRIDGES, C. B. 1914. The chromosome hypothesis of linkage applied to cases in sweet peas and *Primula*. Americ. Natural., vol. 48, S. 524—534.
— 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics, vol. 1, S. 1—52, 107—163, 1 Taf., 9 Fig.
— 1917. An intrinsic difficulty for the variable force hypothesis of crossing over. Americ. Natural., vol. 51, S. 370—373, 1 Fig.
BRIERLEY, W. B. 1915. The „endoconidia" of *Thielavia basicola* ZOPF. Ann. of Bot., vol. 29, S. 483—493, Taf. 23, 1 Fig.
BRIQUET, J. 1896. Sur les poches sécrétrices schizo-lysigènes des Myoporacées. C. R. Ac. Sc., Paris, t. 123, S. 515—517.
BRISTOL, B. M. 1917. On the life-history and cytology of *Chlorochytrium grande*, sp. nov. Ann. of Bot., vol. 31, S. 107—126, Taf. 5—6, 2 Fig.
BROOKS, F. T. 1910. The development of *Gnomonia erythrostoma* PERS. Ann. of Bot., vol. 24, S. 585—605, Taf. 48—49.
BROTHERSTON, W. jr. u. BARTLETT, H. 1918. Cell measurement as an aid in the analysis of quantitative variation. Americ. Journ. of Bot., vol. 5, S. 192—206.
BROWN, H. B. 1913. Studies in the development of *Xylaria*. Annal. mycolog., Bd. 11, S. 1—13, Taf. 1—2.
BROWN, M. M. 1917. The development of the embryo-sac and of the embryo in *Phaseolus vulgaris*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 44, S. 535—544, Taf. 25—26.
BROWN, R. 1831. Observations on the organs and mode of fecundation in *Orchideae* and *Asclepiadeae*. London. (Abgedruckt in Miscell. Bot. Works, vol. 1, S. 487—543, London 1866; auch übersetzt in ROB. BROWNS vermischte Schriften von NEES V. ESENBECK, Bd. 5, S. 117—193. 1834).
BROWN, W. H. 1908. The nature of the embryosac of *Peperomia*. Bot. Gaz., vol. 46, S. 445—460, Taf. 31—33.
— 1909a. The nature of the embryosac of *Peperomia*. JOHN HOPKINS Univ. Circ., N. Ser., Nr. 6, S. 40—41.
— 1909b. Nuclear phenomena in *Pyronema confluens*. N. pr. JOHN HOPKINS Univ. Circ., N. Ser., Nr. 6, S. 42—45, 3 Fig.
— 1909c. The embryosac of *Habenaria*. Bot. Gaz., vol. 48., S. 241—250, 12 Fig.
— 1910a. The exchange of material between nucleus and cytoplasm in *Peperomia Sintenisii*. Bot. Gaz., vol. 49, S. 189—194, Taf. 13.

BROWN, W. H. 1910b. The development of the ascocarp of *Leotia*. Bot. Gaz., vol. 50, S. 443—459, 47 Fig.
— 1911a. Cell division in *Lyngbya* (MICH). Pr. note. Bot. Gaz., vol. 51, S. 390—391.
— 1911b. The development of the ascocarp of *Lachnea scutellata*. Bot. Gaz., vol. 52, S. 275—305, 51 Fig.
— 1915. The development of *Pyronema confluens var. inigneum*. Americ. Journ. of Bot., vol. 2, S. 289—298.
— u. SHARP, L. W. 1911. The embryosac of *Epipactis*. Bot. Gaz., vol. 52, S. 439—452, Taf. 10.
BRUCHMANN, H. 1910. Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L. und *L. Selago* L. Flora, Bd. 101, S. 220—267, 35 Fig.
— 1919. Zur Entwicklung des Keimes artikulater Selaginellen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 11, S. 39—52, 17 Fig.
BRÜEL, L. 1915. Zelle und Zellteilung. Zoologisch. Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. 10, S. 807—910, 173 Fig.
DE BRUYNE, C. 1906. Le sac embryonnaire de *Phaseolus vulgaris*. Bull. Acad. royal. Belgique, Cl. d. Scienc., S. 577—598, 2 Taf.
BRYAN, G. S. 1917. The archegonium of *Catharinea angustata* BRID. *(Atrichum angustatum)*. Bot. Gaz., vol. 64, S. 1—20, Taf. 1—8, 1 Fig.
— 1920. The fusion of ventral canal cell and egg in *Sphagnum subsecundum*. Americ. Journ. of Bot., vol. 7, S. 223—230, Taf. 14—15.
BUCHANAN, R. E. 1918. Bacterial phylogeny as indicated by modern types. Americ. Natural., vol. 52, S. 233—246, 3 Fig.
BUCHNER, P. 1915. Praktikum der Zellenlehre. Erster Teil: Allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre. 366 S., 160 Fig. Berlin.
— 1918. Vergleichende Eistudien. 1. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 91, Abt. II, S. 1—202, Taf. 1—10, 31 Fig.
BUCHOLTZ, F. 1911. Über die Befruchtung von *Endogone lactiflua* BERKH. V. M. Annal. mycol., Bd. 9, S. 329—330.
BUDER, J. 1916. Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreich. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 34, S. 559—576 und (163)—(164).
v. BÜREN, G. 1915. Die schweizerischen Protomycetaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie. Diss. Bern. 95 S., 7 Taf., 28 Fig.
BÜSGEN, M. 1882. Die Entwicklung der Phycomycetensporangien. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 13, S. 253—285, Taf. 12.
BÜTSCHLI, O. 1875. Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwickelungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. wiss. Zoolog., Bd. 25, S. 201—213.
— 1876. Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. der Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 10, S. 213—452, 15 Taf., 2 Fig.
— 1885. Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Morphol. Jahrb., Bd. 10, S. 529—577, Taf. 26—28, 4 Fig.
— 1887—1889. Protozoa, Bd. III, BRONNs Klassen und Ordnungen des Tierreichs. S. 1097—2035, Taf. 56—79, 24 Fig.
— 1890. Über den Bau der Bacterien und verwandter Organismen. 40 S., 1 Taf. Leipzig.
— 1891. Über die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. nat. hist.-med. Vereins Heidelberg, N. F., Bd. 4, S. 535—538.
— 1892. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. 234 S., 6 Taf., 23 Fig. Leipzig.
— 1893. Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verh. nat. hist.-med. Vereins Heidelberg, N. F., Bd. 5, S. 28—41, 2 Fig.
— 1896. Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. 87 S., 5 Taf., 6 Fig. Leipzig.
— 1898. Notiz über Teilungszustände des Centralkörpers bei einer Nostocacee, nebst einigen Bemerkungen über J. KUNSTLERs und BUSQUETs Auffassung der roten Körnchen der Bakterien usw. Verh. nat.-hist.-med. Vereins Heidelberg, N. F., Bd. 6, S. 63—68, Taf. 1.
— 1902. Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Archiv f. Protistkd., Bd. 1, S. 41—58, Taf. 1.

BÜTTNER, R. 1890. Über Gerbsäure-Reaktionen in der lebenden Pflanzenzelle. Diss. Erlangen. 63 S.
BURGEFF, H. 1909. Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. 220 S., 3 Taf., 38 Fig. Jena.
— 1915. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* KUNTZE I. Flora, Bd. 107, S. 259—316, Taf. 14—17, 20 Fig. II ibid. Bd. 108, S. 353—448, 13 Fig.
— 1920a. Über den Parasitismus des *Chaetocladium* und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 12, S. 1—35, Taf. 1, 24 Fig.
— 1920b. Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 38, S. 318—327, 1 Fig.
BURGER, O. F. 1919. Sexuality in *Cunninghamella*. Bot. Gaz., vol. 68, S. 134—146.
BURLINGAME, L. L. 1907. The sporangium of the *Ophioglossales*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 34—56, Taf. 3—4.
— 1908. The staminate cone and male gametophyte of *Podocarpus*. Bot. Gaz., vol. 46, S. 161—178, Taf. 8—9, 9 Fig.
— 1913. The morphology of *Araucaria Brasiliensis*. I. The staminate cone and male gametophyte. Bot. Gaz., vol. 55, S. 97—114, Taf. 4—5, 11 Fig.
— 1914. Desgl. II. The ovulate cone and female gametophyte. Bot. Gaz., vol. 57, S. 490—508, Taf. 25—27, 2 Fig.
— 1915. Desgl. III. Fertilization, the embryo and the seed. Bot. Gaz., vol. 59, S. 1—39, Taf. 1—3.
BURNS, G. P. 1900. Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen. Flora, Bd. 87, S. 313—354, Taf. 13—14, 45 Fig.
BURR, H. G. 1903. The embryology of *Vallisneria spiralis*. Ohio Natural., vol. 3, S. 439—443, Taf. 19.
BUSCALIONI, L. 1892a. Sulla frammentazione nucleare seguita dalla divisione della cellula. N. pr. Giorn. R. Accad. di medicin. Torino, Nr. 5—6, Sep., 3 S.
— 1892b. Contribuzione allo studio della membrana cellulare I—II. Malpighia, vol. 6, S. 3—40, 217—228, Taf. 1—2 und 10.
— 1893a. Desgl. III, vol. 7, S. 105—162, Taf. 1—2.
— 1893b. Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della „*Veronica hederaefolia L*“. Memor. real. Accad. dell. Scienze di Torino, Ser. II, t. 43, 50 S., Taf. 1—2.
— 1894. Contribuzione allo studio della membrana cellulare IV. Malpighia, vol. 8, S. 3—13, Taf. 1.
— 1896. Il *Saccharomyces guttulatus* ROB. Malpighia, vol. 10, S. 281—327, Taf. 7.
— 1898a. Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Annuar. real. Istit. bot. Roma, vol. 7, S. 253—346, Taf. 14—21.
— 1898b. Osservazioni sul „*Phyllosiphon Arisari*“ KÜHN. Annuar. real. Istit. bot. Roma, vol. 7, S. 193—215, Taf. 9.
— u. CASAGRANDI, O. 1898. Sul *Saccharomyces guttulatus* (ROB.). Nuove osservazioni. Malpighia, vol. 12, S. 59—75, Taf. 1.
BUTLER, E. J. 1907. An account of the genus *Pythium* and some *Chytridiaceae*. Mem. Deptm. Agricult. India, vol. 1, Nr. 5, 160 S., 10 Taf.
BYXBEE, E. S. 1900. The development of the karyokinetic spindle in the pollen-mother-cells of *Lavatera*. Proceed. Californ. Acad. of scienc. Ser. III Bot., vol. 2, S. 63—82, Taf. 10—13.
CALDWELL, O. W. 1899. On the life-history of *Lemna minor*. Bot. Gaz., vol. 27, S. 37—66, 59 Fig.
— 1907. *Microcycas calocoma*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 118—141, Taf. 10—13, 14 Fig.
CALKINS, G. N. 1897. Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes. Bull. Torrey bot. Club, vol. 24, S. 101—116, Taf. 295—296.
CALVERT, A. 1887. The laticiferous tissue in the stem of *Hevea brasiliensis*. Ann. of Bot., vol. 1, S. 75—77.
— u. BOODLE, L. A. 1887. On laticiferous tissue in the pith of *Manihot Glaziovii* and on the presence of nuclei in this tissue. Ann. of Bot., vol. 1, S. 55—62, Taf. 5.
CAMPBELL, D. H. 1887. Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 5, S. 120—127, Taf. 6.
— 1888a. Einige Notizen über die Keimung von *Marsilia aegyptiaca*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 6, S. 340—345, Taf. 17, 2 Fig.

CAMPBELL, D. H. 1888b. The staining of living nuclei. Untersuch. bot. Instit. Tübingen, Bd. 2, S. 569—581.
— 1888c. Development of *Pilularia globulifera* L. Ann. of Bot., vol. 2, S. 233—264, Taf. 13—15.
— 1891. Contributions to the life-history of *Isoetes*. Ann. of Bot., vol. 5, S. 231—258, Taf. 15—17.
— 1892. On the prothallium and embryo of *Marsilia vestita*. Proceed. Californ. Acad. Scienc. Ser. II Bot., vol. 3, S. 183—205, Taf. 3—4.
— 1894. Observations on the development of *Marattia Douglasii* BAKER. Ann. of Bot., vol. 8, S. 1—20, Taf. 1—2.
— 1895. The structure and development of the Mosses and Ferns. 544 S., 266 Fig. London und New York.
— 1897. A morphological study of *Naias* and *Zannichellia*. Proceed. Californ. Acad. of scienc. Ser. III Bot., vol. 1, S. 1—61, Taf. 1—5.
— 1898. The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata*. H. B. K. Ann. of Bot., vol. 12, S. 1—28, Taf. 1—3.
— 1899a. A peculiar embryo-sac in *Peperomia pellucida*. Ann. of Bot., vol. 13, S. 626.
— 1899b. Die Entwickelung des Embryosackes von *Peperomia pellucida* KUNTH. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 17, S. 452—456, Taf. 31.
— 1899c. Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. Bot. Gaz., vol. 27, S. 153—166, Taf. 1.
— 1899d. Studies on the flower and embryo of *Sparganium*. Proceed. Californ. Acad. Scienc. Ser. III Bot., vol. 1, S. 293—328, Taf. 46—48.
— 1900. Studies in the *Araceae*. Ann. of Bot., vol. 14, S. 1—25, Taf. 1—3.
— 1901. The embryosac of *Peperomia*. Ann. of Bot., vol. 15, S. 100—118, Taf. 6.
— 1902. Studies on the gametophyte of *Selaginella*. Ann. of Bot., vol. 16, S. 419—428, Taf. 19.
— 1903. Studies on the *Araceae*. The embryosac and embryo of *Aglaonema* and *Spathicarpa*. Ann. of Bot., vol. 17, S. 665—687, Taf. 30—32.
— 1905a. The structure and development of Mosses and Ferns (*Archegoniatae*). 2 edit., 657 S., 322 Fig. New York.
— 1905b. Studies on the *Araceae* III. Ann. of Bot., vol. 19, S. 329—349, Taf. 14—17.
— 1908. The embryosac of *Pandanus*. Prel. note. Ann. of Bot., vol. 22, S. 330.
— 1911a. The embryosac of *Pandanus*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 773—789, Taf. 59—60, 2 Fig.
— 1911b. The *Eusporangiatae*. The comparative morphology of the *Ophioglossaceae* and *Marattiaceae*. Public. Carnegie Inst. Washington, D. C., vol. 140, S. 6—229, 13 Taf., 192 Fig.
— 1912. The embryo-sac of *Aglaonema*. Scottish bot. Rev., vol. 1, S. 100—115, Taf. 1—4, 2 Fig.
— 1913. The morphology and systematic position of *Calycularia radiculosa* (STEPH. DUDLEY. LELAND STANF. jun. Univers. Publicat. Univers. Ser., S. 43—61, 12 Fig.
— 1916. The archegonium and sporophyte of *Treubia insignis* GOEBEL. Americ. Journ. of Bot., vol. 3, S. 261—273, 6 Fig.
— 1920. Studies in some East Indian *Hepaticae*. *Calobryum Blumei* N. ab E. Ann. of Bot., vol. 34, S. 1—12, Taf. 1.
— 1921. The gametophyte and embryo of *Botrychium obliquum* MÜHL. Ann. of Bot., vol. 35, S. 141—158, Taf. 8, 11 Fig.
— u. WILLIAMS, F. 1914. A morphological study of some members of the genus *Pallavicinia*. LELAND STANF. jun. Univers. Publicat. Univers. Ser., S. 1—44, 23 Fig.
CANNON, W. A. 1900. A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, *Avena fatua L.* Proceed. Californ. Acad. Scienc. Ser. III Bot., vol. 1, S. 329—364, Taf. 49—53.
— 1903a. Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. Torrey bot. Club, vol. 30, S. 133—172, Taf. 7—8.
— 1903b. Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid peas (*Pisum*). Bull. Torrey bot. Club, vol. 30, S. 519—543, Taf. 17—19.
CARANO, E. 1913. Su particolari anomalie del sacco embrionale di „*Bellis perennis*". Annali di Bot., vol. 435—439, Taf. 9.

CARANO, E. 1915a. Sull' embriologia di *Senecio vulgaris* L. Rendic. Real. Accad. d. Lincei Ser. 5, vol. 24, S. 1244—1248, 10 Fig.
— 1915b. Ricerche sull' embriogenesi delle *Asteracee*. Annali di Bot., vol. 13, S. 251—301, Taf. 11—16.
— 1915c. Sull' embriologia di „*Poinsettia pulcherrima*" R. GRAH. Annali di Bot., vol. 13, S. 343—350, Taf. 17.
— 1921. Nuove ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. Annali di Bot., vol. 15, S. 97—196, Taf. 4—12, 2 Fig.
CARDIFF, J. D. 1905. Development of sporangium in *Botrychium*. Bot. Gaz., vol. 39, S. 340—347, Taf. 9.
— 1906. A study of synapsis and reduction. Bull. Torrey bot. Club, vol. 33, S. 271—306, Taf. 12—15.
CARNOY, J. B. 1884. La biologie cellulaire. 271 S., 141 Fig. Lierre.
CAROTHERS, J. E. 1907. Development of ovule and female gametophyte in *Gingko biloba*. Bot. Gaz., vol. 43, S. 116—130, Taf. 5—6.
CARRUTHERS, C. 1911. Contributions to the cytology of *Helvella crispa*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 243—252, Taf. 18—19.
CARRUTHERS, D. 1921. The somatic mitoses in *Hyacinthus orientalis var. albulus*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 15, S. 370—376, Taf. 20.
CARTER, N. 1919a. Studies on chloroplasts of Desmids I. Ann. of Bot., vol. 33, S. 215—254, Taf. 14—18.
— 1919b. The cytology of the *Cladophoraceae*. Ann. of Bot., vol. 33, S. 467—478, Taf. 27, 2 Fig.
— 1920. Studies on the chloroplasts of Desmids IV. Ann. of Bot., vol. 34, S. 303—319, Taf. 14—16.
CASAGRANDI, O. 1897. Über die Morphologie der Blastomyceten. Centralbl. f. Bakter., II. Abt., Bd. 3, S. 563—575, 634—639, 718—722.
CASTLE, W. E. 1919a. Is the arrangement of the genes in the chromosomes linear? Proceed. Nat. Acad. Scienc., vol. 5, S. 25—32, 2 Fig.
— 1919b. Are genes linear or non-linear in arrangement? Proceed. Nat. Acad. Scienc., vol. 5, S. 500—506.
CATTORINI, P. 1914. Intorno all' esistenza delle sfere direttrici o centrosfere nelle cellule del sacco embrionale della Tulipa (*Tulipa Gesneriana* LINN., *Tulipa Greigi* REGEL). Atti Ist. bot. Univ. Pavia, Ser. II, vol. 13, S. 299—307, Taf. 8—10.
CAULLERY, M. 1911. *Ellobiopsis Chattoni* n. g. n. sp. parasite de *Calamus helgolandicus* CLAUS, appartenant probablement aux Péridiniens. Bull. d. scienc. d. France et Belgique, t. 44, S. 201—216.
CAVARA, F. 1896. Ipertrofie ed anomalie nucleari in seguito a parassitismo vegetale. Rivista di Patol. veget., vol. 5, S. 238—244, 17 Fig.
— 1897. Contributo alla morfologia ed allo sviluppo degli idioblasti delle Camelliee. Atti Istitut. bot. Pavia Ser. II, vol. 4, 26 S., Taf. 30—31.
— 1898a. Intorno ad alcune strutture nucleari. Atti Istitut. bot. Pavia, Ser. II, vol. 5, S. 199—247, Taf. 8—9.
— 1898b. Brevi osservazioni alla critica mossa al mio lavoro „Intorno ad alcune strutture nucleari dal Sign. dott. B. Longo colla nota „Esiste cromatolisi nei nuclei vegetali?" 10 S. Firenze.
— 1898c. Studi sul The. Ricerche intorno allo sviluppo del frutto della „*Thea chinensis*", coltivata nel r. orto botanico di Pavia. Atti Istitut. bot. Pavia, Ser. II, vol. 5, S. 265—326, Taf. 10—15.
— 1899a. Osservazioni citologiche sulle *Entomophthoreae*. Nuov. giorn. bot. Italian. N. ser., vol. 6, S. 411—466, Taf. 4—5.
— 1899b. I nuclei delle *Entomophthoreae* in ordine alla filogenesi di queste piante. Bull. Soc. bot. Ital., S. 55—60.
— 1900. Osservazioni morfologiche sulle Gimnosperme I. Oogenesi nell' *Abies pectinata*. Not. prel. Bull. Soc. bot. Ital., S. 317—322.
— 1901. Osservazioni morfologiche sulle Gimnosperme II. Eterogenia dell' *Ephedra campylopoda*. Bull. Soc. bot. Ital., S. 37—41.
— 1902. Breve contribuzione alla conoscenza del nucleolo. Bull. Soc. bot. Ital., S. 108—112, 1 Fig.
— 1904. Sulla germinazione del polline nelle *Ephedra*. Bull. dell. Accad. Gioenia di sci. natur. Catania, N. ser., fasc. 81, S. 3—9.
— 1905. Influenza del coperto di neve sullo sviluppo della *Scilla bifolia* alle Madonie. Nuov. giorn. bot. Ital., N. ser., vol. 12, S. 644—651, 1 Taf.

CAVARA, F. 1906. Alcune osservazioni sulla *Dunaliella salina* (TÉODORESCO). Rendic. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, Ser. 3a, vol. 12 (anno 45), S. 431—445, 17 Fig.
— u. MOLLICA, B. 1907. Ricerche intorno al ciclo evolutivo di una interessante forma di *Pleospora herbarum* (PERS.). Rab. Annal. mycol., vol. 5, S. 119—149, Taf. 4—5.

CAYLEY, D. M. 1921. Some observations on the life-history of *Nectria galligena* BRES. Ann. of Bot., vol. 35, S. 79—93, Taf. 4—5.

CHAMBERLAIN, CH. J. 1895. The embryo-sac of *Aster Novae-Angliae*. Bot. Gaz., vol. 20, S. 205—212, Taf. 15—16.
— 1897 a. Contribution to the life history of *Salix*. Bot. Gaz., vol. 23, S. 147—179, Taf. 12—18, 1 Fig.
— 1897 b. Contributions to the life history of *Lilium philadelphicum* II. The pollen grain. Bot. Gaz., vol. 23, S. 423—430, Taf. 35—36.
— 1898. Winter characters of certain sporangia. Bot. Gaz., vol. 25, S. 124—128, Taf. 11.
— 1899. Oogenesis in *Pinus Laricio*. Bot. Gaz., vol. 27, S. 268—280, Taf. 4—6.
— 1903. Mitosis in *Pellia*. Bot. Gaz., vol. 36, S. 28—51, Taf. 12—14.
— 1906. The ovule and female gametophyte of *Dioon*. Bot. Gaz., vol. 42, S. 321 bis 358, Taf. 13—15, 9 Fig.
— 1909. Spermatogenesis in *Dioon edule*. Bot. Gaz., vol. 47, S. 215—236, Taf. 15 bis 18, 3 Fig.
— 1910 a. Fertilization and embryogeny in *Dioon edule*. Bot. Gaz., vol. 50, S. 415 bis 428, Taf. 14—17.
— 1910 b. Nuclear phenomena of sexual reproduction in Gymnosperms. Americ. Natural., vol. 44, S. 595—603.
— 1912 a. Morphology of *Ceratozamia*. Bot. Gaz., vol. 53, S. 1—19, Taf. 1, 7 Fig.
— 1912 b. *Macrozamia Moorei*, a connecting link between living and fossil Cycads. Bot. Gaz., vol. 55, S. 141—155, 12 Fig.
— 1916. *Stangeria paradoxa*. Bot. Gaz., vol. 61, S. 353—372, Taf. 24—26 a, 1 Fig.

CHAMBERS, R. JR. 1912 a. A discussion of *Cyclops viridis*, JURINE. Biol. Bull. of the marin. Biol. Laborat. Woods Hole Mass., vol. 22, S. 291—296, 2 Fig.
— 1912 b. Egg-Maturation, chromosomes and spermatogenesis in *Cyclops*. Univ. of Toronto Studies, Biol. ser., Nr. 14, 37 S., 3 Taf., 3 Fig.
— 1914. Some physical properties of the cell nucleus. Science, N. Ser., vol. 40, S. 824—827.
— 1919. Changes in protoplasmic consistency and their relation to cell division. Journ. Gen. Physiol., vol. 2, S. 49—68, 14 Fig.

CHATTON, E. 1907. Les Blastodinides, ordre nouveau des Dinoflagellées parasites. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 143, S. 981—983.
— 1911. *Pleodorina californica* à Banyuls-sur-mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. Bull. scientif. France et Belgique, t. 44, S. 309—331, 1 Taf., 2 Fig.
— 1920. Existence chez les Radiolaires de Péridiniens parasites considérés comme formes de reproduction de leurs hôtes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 170, S. 413—415.
— 1921. Sur un mécanisme cinétique nouveau: la mitose syndinienne chez les Peridiniens parasites plasmodiaux. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 173, S. 859—862, 5 Fig.

CHAUVEAUD, G. 1892. Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 114, S. 504—506.

CHMIELEWSKY, W. 1888. Zur Frage über die Kopulation der Kerne beim Geschlechtsprozeß der Pilze. Mém. de la soc. d. natur. de la Nouvelle-Russie. Odessa, Bd. 13., S. 113—121 (Russisch, s. Ref. Bot. Centralbl., Bd. 38, S. 789—790).
— 1890. Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures. Charkow. 80 S., 3 Taf. (Russisch, s. Ref. Bot. Centralbl., Bd. 50, S. 264—266).

CHODAT, R. 1894. Contenu cellulaire des Cyanophycées: *Chroococcus turgidus*. Archiv. Sc. Phys. et nat., Genève, Pér. 3, t. 32, S. 637—641.
— 1896. *Chroococcus turgidus*. Nuova Notarisia, S. 98.
— 1900. Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose intracellulaire. C. R. Congr. intern. de Bot. à l'Exposit. Univ. Paris, S. 23—30.
— 1903. Possibilité physiologique de la double fécondation observée sur *Parnassia palustris* L. Bull. de l'Herbier Boissier sér. 2, t. 3, S. 363—364.
— 1906. Sur l'origine du sac embryonnaire de *Gingko biloba*. Archiv. Sc. phys. et nat. Genève, Pér. 4, t. 31, 4 S.

CHODAT, R. 1907a. Sur la régulation osmotique pendant la caryocinèse. Bull. de l'Herbier Boissier, sér. 2, t. 6, S. 511.
— 1907b. Sur le centrosome. Bull. de l'Herbier Boissier, sér. 2, t. 6, S. 511.
— 1911. Principes de Botanique. 2. édit. 842 S., 1 Taf., 913 Fig., Paris, Genève.
— u. BERNARD, CH. 1900. Sur le sac embryonnaire de l'*Helosis guayanensis*. Journ. de Bot., t. 14, S. 72—79, Taf. 1—2.
— u. MALINESCO, O. 1893. La structure cellulaire des Cyanophycées. Archiv. Sc. phys. et nat. Genève, Pér. 3, t. 29, S. 108—110.
CHRISTMAN, A. H. 1905. Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz., vol. 39, S. 267 bis 275, Taf. 8.
— 1907a. The nature and development of the primary Uredospore. Transact. Wiscons. Acad. Scienc., arts and letters, vol. 15, S. 517—526, Taf. 29.
— 1907b. The alternation of generations and the morphology of the spore forms in the rusts. Bot. Gaz., vol. 44, p. 81—101, Taf. 7.
CHURCH, M. B. 1916. The development of the embryo sac and embryo of *Cooperia Drummondii*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 43, S. 397—405, Taf. 22—23.
CLAUSEN, J. 1921. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. Prel. not. Bot. Tidskr., Bd. 37, S. 205—221, Taf. 1—3, 9 Fig.
CLAUSEN, R. E. u. GOODSPEED, T. H. 1916. Hereditary reaction — system relations — an extension of Mendelian concepts. Proceed. Nation. Acad. of sci., vol. 2, S. 240 bis 244.
CLAUSSEN, P. 1905. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, *Boudiera*. Bot. Ztg., Bd. 63, I. Abt., S. 1—28, Taf. 1—3.
— 1906. Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, S. (11)—(38), 7 Fig.
— 1907. Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 25, S. 586—590, 1 Fig.
— 1908. Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26, S. 144—161, Taf. 6—7.
— 1912. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, S. 1—64, Taf. 1—6.
— 1915. Fortpflanzung im Pflanzenreiche. Kultur d. Gegenwart, Teil III, Abt. IV 1, S. 479—518, 12 Fig.
CLELAND, R. E. 1919. The cytology and life-history of *Nemalion multifidum* AG. Ann. of Bot., vol. 33, S. 323—351, Taf. 22—24, 3 Fig.
CLIFFORD, J. B. 1899. The mycorrhiza of *Tipularia unifolia*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 26, S. 635—638, Taf. 372.
COHEN-STUART, C. P. 1916. Sur le développement des cellules génératrices de *Camellia theifera* (GRIFF.) DYER. Annal. jard. Bot. de Buitenzorg, vol. 30, S. 1—22, Taf. 1 bis 3, 4 Fig.
COHNHEIM, O., s. KESTNER, O.
COKER, W. C. 1902. Notes on the gametophytes and embryo of *Podocarpus*. Bot. Gaz., vol. 33, S. 89—107, Taf. 5—7.
— 1903a. The nucleus of the spore cavity in prothallia of *Marsilia*. Bot. Gaz., vol. 35, S. 137—138.
— 1903b. On the gametophytes and embryo of *Taxodium*. Bot. Gaz., vol. 36, S. 1—27, 114—140, Taf. 1—11.
— 1904. On the spores of certain *Coniferae*. Bot. Gaz., vol. 38, S. 206—213, 24 Fig.
— 1907a. Fertilization and embryogeny in *Cephalotaxus Fortunei*. Bot. Gaz., vol. 43, S. 1—10, Taf. 1, 5 Fig.
— 1907b. The development of the seed in *Pontederiaceae*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 293—301, Taf. 23.
COLLEY, R. H. 1918. Parasitism, morphology and cytology of *Cronartium ribicola*. Journ. agric. Res., vol. 15, S. 619—658. Taf. 48—59.
COLLINS, E. J. 1919. Sex segregation in the *Bryophyta*. Journ. of Genetics, vol. 8, S. 139—146, Taf. 6, 5 Fig.
— 1920. The genetics of sex in *Funaria hygrometrica*. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 91, S. 369—370, 1 Fig.
COLLINS, G. N. 1912a. Gametic coupling as a cause of correlations. Americ. Natural., vol. 46, S. 569—590.
— 1912b. The origin of Maize. Journ. Washington Acad. of sci., vol. 2, S. 520—530.
— 1914. Nature of Mendelian units. Journ. of heredity, vol. 5, S. 425—430.

CONARD, H. SH. 1908. The structure and life-history of the hay-scented Fern. Public. 94, Carnegie Inst. of Washington, 56 S., 25 Taf.
— 1910. Spore formation in *Lycogala exiguum* MORG. Proceed. Jowa Acad. of Sci., vol. 17, S. 83—84.
CONRAD, A. H. 1900. A contribution to the life history of *Quercus*. Bot. Gaz., vol. 29, S. 408—418, Taf. 28—29.
COOK, M. T. 1902. Development of the embryo-sac and embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 29, S. 211—220, Taf. 12—13, 2 Fig.
— 1906. The embryogeny of some Cuban *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., vol. 42, S. 376—392, Taf. 16—18.
— 1907. The embryology of *Sagittaria lancifolia* L. Ohio Natural., vol. 7, S. 97 bis 101, Taf. 8.
— 1908. The development of the embryo-sac and embryo of *Potamogeton lucens*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 35, S. 209—218, Taf. 9—10, 6 Fig.
— 1909 a. Notes on the embryology of the *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., vol. 48, S. 56—60, Taf. 6.
— 1909 b. Notes on the embryology of the *Caryophyllaceae*. Ohio Natural., vol. 9, S. 477—479, Taf. 22.
COOK, O. F. u. SWINGLE, W. T. 1905. Evolution of cellular structures. Bull. 81, Bureau Plant Industr. U. S. Deptm. Agricult., 23 S., 1 Taf., 2 Fig., Washington.
COOKE, E. u. SCHIVELY, A. F. 1904. Observations on the structure and development of *Epiphegus Virginiana*. Contrib. Bot. Laborat. Univ. Pennsylvan., vol. 2, S. 352 bis 398, Taf. 29—32.
COPELAND, E. B. 1902. The conjugation of *Spirogyra crassa* KG. Bull. Torrey bot. Club, vol. 29, S. 161—163, 1 Fig.
CORRENS, C. 1899. Untersuchungen über die Xenien von *Zea Mays*. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 17, S. 410—417.
— 1900. Gregor Mendels „Versuche über Pflanzenhybriden und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen“. Bot. Ztg., Bd. 58, II. Abt., Sp. 229—235.
— 1901 a. Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 19, S. (71)—(94).
— 1901 b. Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Biblioth. bot., Heft 53, 161 S., 2 Taf.
— 1902. Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Bot. Ztg., Bd. 60, II. Abt., Sp. 65—82.
— 1907 a. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. 81 S., 9 Fig., Berlin.
— 1907 b. Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, S. 124—173, 4 Fig.
— 1908 a. Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, S. 661—700, 11 Fig.
— 1908 b. Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26 a, S. 686—701.
— 1909. Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 2, S. 331—340.
— 1913. Experimentelle Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes in CORRENS-GOLDSCHMIDT: die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. S. 1—72, 10 Fig. Berlin.
— 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl., Bd. 36, S. 12—24, 1 Fig.
— 1919 a. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* und *chlorina*. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 585—610, 4 Fig.
— 1919 b. Dasselbe II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 820—857, 6 Fig.
— 1920 a. Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 12, S. 49—60, 2 Fig.
— 1920 b. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III *Veronica gentianoides albocincta*; IV die *albomarmorata* und *albopulverea*-Sippen; V *Mercurialis annua versicolor* und *xantha*. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 212—240, 6 Fig.

CORRENS, C. 1921. Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. Hereditas, Bd. 2, S. 1—24, 5 Fig.
COSENS, A. 1912. A contribution to the morphology and biology of Insect galls. Transact. Canad. Instit., vol 9, S. 297—387, Taf. 1—13.
COULTER, J. M. 1897 a. Notes on the fertilization and embryogeny of Conifers. Bot. Gaz., vol. 23, S. 40—43, Taf. 6, 1 Fig.
— 1897 b. Contribution to the life-history of *Lilium philadelphicum*. I. The embryo sac and associated structures. Bot. Gaz., vol. 23, S. 412—422, Taf. 32—34.
— 1898. Contribution to the life-history of *Ranunculus*. Bot. Gaz., vol. 25, S. 73 bis 88, Taf. 4—7.
— 1908 a. Relation of megaspores to embryo sacs in Angiosperms. Bot. Gaz., vol. 45, S. 361—366.
— 1908 b. The embryo sac and embryo of *Gnetum Gnemon*. Bot. Gaz., vol. 46, S. 43—49, Taf. 7.
— 1915. A suggested explanation of „orthogenesis" in plants. Science., N. Ser., vol. 42, S. 859—863.
— u. CHAMBERLAIN, CH. J. 1903 a. Morphology of Angiosperms. 348 S., 113 Fig., New York u. London.
— — 1903 b. The embryogeny of *Zamia*. Bot. Gaz., vol. 35, S. 184—194, Taf. 6—8.
— — 1910. Morphology of Gymnosperms. 2. edit, 458 S., 462 Fig., Chicago.
— u. LAND, J. G. 1905. Gametophyte and embryo of *Torreya taxifolia*. Bot. Gaz., vol. 39, S. 161—178, Taf. A u. 1—3.
COUPIN, H. 1909. Sur la cytologie et la tératologie des poils absorbants. Revue gén. de Bot., t. 21, S. 63—67, Taf. 5.
CRATO, E. 1896. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 7, S. 407—535, Taf. 12—15.
CUNNINGHAM, B. 1917. Sexuality of filament of *Spirogyra*. Bot. Gaz., vol. 63, S. 486 bis 500, Taf. 23—25.
CURTIS, K. M. 1921. The life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (SCHILB.) PERC., the cause of wart disease in potato. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 210, S. 409—478, Taf. 12—16.
CUTTING, E. M. 1909. The sexuality and development of the ascocarps of *Ascophanus carneus* PERS. Ann. of Bot., vol. 23, S. 399—417, Taf. 28.
CZAJA, A. TH. 1921. Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. Zeitschr. f. Bot., Bd. 13, S. 545—589.
CZAPEK, F. 1913. Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl., Bd. 1, 828 S., 9 Fig., Jena.
— 1920. Desgl. Bd. 2, 541 S., Jena.
DAHLGREN, K. V. O. 1915 a. Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. Svensk. bot. Tidskr., Bd. 9, S. 1—12.
— 1915 b. Über die Embryologie von *Acicarpha tribuloides*. Svensk bot. Tidskr., Bd. 9, S. 184—191, 16 Fig.
— 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. Akad. Abhandl. Upsala. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 56, Nr. 4, 80 S., 3 Taf., 137 Fig.
— 1919. Erblichkeitsversuche mit einer dekandrischen *Capsella bursa pastoris* (L). Svensk bot. Tidskr., Bd. 13, S. 48—60, 2 Fig.
— 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Zeitschr. f. Bot., Bd. 12, S. 481—516, 56 Fig.
— 1921. Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbaraea vulgaris*. Hereditas, vol. 2, S. 88—98, 6 Fig.
DALE, E. 1903. Observations on the *Gymnoasceae*. Ann. of Bot., vol. 17, S. 571—596, Taf. 27—28.
— 1906. Further experiments and histological investigations on intumescences with some observations on nuclear division in pathological tissues. Philosoph. Transact. Royal soc. London, Ser. B., vol. 198, S. 221—263, Taf. 14—17.
— 1909. On the morphology and cytology of *Aspergillus repens* DE BARY. Annal. mycol., vol. 7, S. 215—225, Taf. 2—3.
DANGEARD, P. A. 1889. Etude du noyau dans quelques groupes inférieurs de végétaux. N. Pr. Botaniste, sér. I, S. 208—210.
— 1890 a. Sur les oospores formées par le concours d'éléments sexuels plurinucléées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 111, S. 382—384.
— 1890 b. Recherches histologiques sur les champignons. Botaniste sér. II, S. 63 bis 149, Taf. 3—7.

DANGEARD, P. A. 1892a. Les noyaux d'une Cyanophycée. Botaniste sér. III, S. 28 bis 31, Taf. 2, Fig. 16—20.
— 1892b. Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons. Botaniste sér. III, S. 223—281, Taf. 20—23 (Fig. 1—18).
— 1892c. La structure des levures et leur développement. Botaniste sér. III, S. 282 bis 286, Taf. 23 (Fig. 19—24).
— 1893. Sur la structure histologique des levures et leur développement. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 117, S. 68—70.
— 1894a. Observations sur la groupe des Bactéries vertes. Botaniste sér. IV, S. 1—3, 1 Fig.
— 1894b. La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii* (DANG). Botaniste sér. IV, S. 12—17, 3 Fig.
— 1894c. La reproduction sexuelle des Ascomycètes. Botaniste sér. IV, S. 21 bis 58, 10 Fig.
— 1895a. La truffe. Botaniste sér. IV, S. 63—87, 7 Fig.
— 1895b. Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. Botaniste sér. IV, S. 119—181, 24 Fig.
— 1896a. Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma. Botaniste sér. IV, S. 199—248, 10 Fig.
— 1896b. Contribution à l'étude des Acrasiées. Botaniste sér. V, S. 1—20, 4 Fig.
— 1896c. La reproduction sexuelle dans le *Sphaerotheca Castagnei*. Botaniste sér. V, S. 27—31.
— 1897. Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes. Botaniste sér. V, S. 245—284, 17 Fig.
— 1898. Mémoire sur les Chlamydomonadinés, ou l'histore d'une cellule. Botaniste sér. VI, S. 65—290, 20 Fig.
— 1900a. L'organisation et le développement du *Colpodella pugnax*. Botaniste sér. VII, S. 1—29, Taf. 1.
— 1900b. Structure et communications protoplasmiques dans le *Bactridium flavum*. Botaniste sér. VII, S. 33—45, Taf. 2.
— 1900c. Etude de la karyokinèse chez l'*Amoeba hyalina* sp. nov. Botaniste sér. VII, S. 49—82, Taf. 3.
— 1900d. Observations sur le développement du *Pandorina morum*. Botaniste sér. VII, S. 192—211, Taf. 5.
— 1900e. Recherches sur la structure du *Polyphagus Euglenae* NOWAK. et sa reproduction sexuelle. Botaniste sér. VII, S. 213—262, Taf. 6—7, 3 Fig.
— 1901a. Etude comparative de la zoospore et du spermatozoide. Botaniste sér. VII, S. 269—272, 3 Fig.
— 1901b. Note sur la structure du sporange chez le „*Cystopus Tragopogonis*“ PERSOON. Botaniste sér. VII, S. 279—281, 1 Fig.
— 1901c. Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le *Polytoma uvella*. Botaniste sér. VIII, S. 5—58, 4 Fig.
— 1902a. Recherches sur les Eugléniens. Botaniste sér. VIII, S. 97—357, Taf. 1—4, 53 Fig.
— 1902b. Le caryophysème des Eugléniens. Botaniste sér. VIII, S. 358—360.
— 1903a. La sexualité dans le genre *Monascus*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 136, S. 1281—1283.
— 1903b. Sur le *Pyronema confluens*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 136, S. 1335—1336.
— 1903c. Observations sur la théorie du cloisonnement. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 136, S. 163—165.
— 1903d. Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des champignons supérieurs. Botaniste sér. IX, S. 35—46.
— 1906a. La fécondation nucléaire chez les Mucorinées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 142, S. 645—646.
— 1906b. Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. I. Botaniste sér. IX, S. 59—303, Taf. 1—18, 9 Fig.
— 1907. Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. II. Botaniste sér. X, S. 1—385, 91 Taf., 12 Fig.
— 1909a. Note sur la structure d'une Bactériacée, le *Chromatium Okenii*. Bull. soc. bot. France, t. 56, S. 291—295.
— 1909b. Sur les phénomènes de fécondation chez les *Zygnema*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 148, S. 1406—1407.

DANGEARD, P. A. 1910a. Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieures. Botaniste sér. XI, S. 1—311, Taf. 1—33, 29 Fig.

— 1910b. Sur une algue marine du laboratoire de Concarneau. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 151, S. 991—993.

— 1911. Un nouvel élément cellulaire chez le *Conferva bombycina.* Bull. soc. bot. France, t. 58, S. 455—456.

— u. ARMAND, L. 1897. Observations de biologie cellulaire. Botaniste sér. V, S. 289—313, 8 Fig.

— u. LÉGER, M. 1894a. Recherches sur la structure des Mucorinées. Botaniste sér. IV, S. 4—7, 3 Fig.

— — 1894b. La reproduction sexuelle des Mucorinées. Botaniste sér. IV, S. 7 bis 11, 4 Fig.

— u. SAPPIN-TROUFFY, P. 1893. Une pseudo-fécondation chez les Urédinées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 116, S. 267—269.

DARLING, CH. A. 1909. Sex in dioecious plants. Bull. Torrey bot. Club, vol. 36, S. 177 bis 199, Taf. 12—14.

— 1912. Mitosis in living cells. Bull. Torrey bot. Club, vol. 39, S. 407—409.

— 1914. Prochromosomes in synapsis. Science. N. Ser., vol. 41, S. 182—183.

DARNELL-SMITH, G. P. 1918. The gametophyte of *Psilotum.* Transact. roy. Soc. Edinburgh, vol. 52, S. 79—91, 2 Taf.

DASTUR, J. F. 1921. Cytology of *Tilletia Tritici* (BJERK) WINT. Ann. of Bot., vol. 35, S. 399—407, Taf. 20, 9 Fig.

DAVIS, B. M. 1896a. Development of the cystocarp of *Champia parvula.* Bot. Gaz., vol. 21, S. 109—117, Taf. 7—8.

— 1896b. Development of the procarp and cystocarp in the genus *Ptilota.* Bot. Gaz., vol. 22, S. 353—378, Taf. 18—19.

— 1896c. The fertilization of *Batrachospermum.* Ann. of Bot., vol. 10, S. 49—76, Taf. 6—7.

— 1898. Kernteilung in der Tetrasporenmutterzelle bei *Corallina officinalis* L. *var. mediterranea.* Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 16, S. 266—272, Taf. 16—17.

— 1899. The spore-mother-cell of *Anthoceros.* Bot. Gaz., vol. 28, S. 89—109, Taf. 9—10.

— 1900. The fertilization of *Albugo candida.* Bot. Gaz., vol. 29, S. 297—311, Taf. 22.

— 1901. Nuclear studies on *Pellia.* Ann. of Bot., vol. 15, S. 147—180, Taf. 10—11.

— 1903. Oogenesis in *Saprolegnia.* Bot. Gaz., vol. 35, S. 233—249, 320—349, Taf. 9—10; auch abgedruckt in Univ. of Chicago Decennial publicat., vol. 10, S. 227—257, Taf. 15—16.

— 1904. Oogenesis in *Vaucheria.* Bot. Gaz., vol. 38, S. 81—98, Taf. 6—7.

— 1904/05. Studies of the plant cell. Amer. Natural., vol. 38, S. 367—395, 431 bis 469, 571—594, 725—760, vol. 39, S. 217—268, 449—499, 555—599, 695 bis 740, 18 Fig.

— 1905. Fertilization in the *Saprolegniales.* Bot. Gaz., vol. 39, S. 61—66.

— 1908. Spore formation in *Derbesia.* Ann. of Bot., vol. 22, S. 1—20, Taf. 1—2.

— 1909. Cytological studies on *Oenothera.* I. Pollen development of *Oenothera grandiflora.* Ann. of Bot., vol. 23, S. 551—571, Taf. 41—42.

— 1910. Desgl. II. The reduction divisions of *Oenothera biennis.* Ann. of Bot., vol. 24, S. 631—651, Taf. 52—53.

— 1911. Desgl. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas.* Ann. of Bot., vol. 25, S. 941—974, Taf. 71—73.

DĚBSKI, B. 1897. Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis.* PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 227—248, Taf. 9—10.

— 1898. Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis* DESV. (Diss. Bonn) PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, S. 635—670, Taf. 11—12.

DEGAGNY, CH. 1892a. Sur les vacuoles plasmogènes du nucléole dans l'endosperme du *Phaseolus.* C. R. Ac. Sc. Paris, t. 114, S. 245.

— 1892b. De l'action du nucléole sur la turgescence de la cellule. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 114, S. 506—507.

— 1893a. Sur les matières formées par le nucléole chez le *Spirogyra setiformis* et sur la direction qu'il exerce sur elles au moment de la division du noyau cellulaire. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 116, S. 269—272.

— 1893b. Sur la morphologie du noyau cellulaire chez les *Spirogyras* et sur les phénomènes particuliers qui en résultent chez ces plantes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 116, S. 535—537.

DEGAGNY, CH. 1893c. Sur la concordance des phénomènes de la division du noyau chez les Lis et chez les *Spirogyras*, et sur l'unité de cause qui la produit. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 116, S. 1397—1400.
— 1894/95. Recherches sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux I. Bull. Soc. bot. France, t. 41, S. 588—596; II. t. 42, S. 319—326; III. t. 42, S. 635—642.
DEGEN, A. 1905. Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Ztg., Bd. 63, I. Abt., S. 163—226, Taf. 7, 15 Fig.
DEHORNE, A. 1911. Recherches sur la division de la cellule. I Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* LAUR. et chez *Allium Cepa* L. Archiv f. Zellforsch., Bd. 6, S. 613—639, Taf. 35—36.
DEINEGA, V. 1891. Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. N. sér., t. 5, S. 431—454, Taf. 12.
DELAUNAY, L. 1915. Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* MILL. N. Pr. Mém. Soc. Natur. Kiew, vol. 25, S. 33—64, Taf. 1, 2 Fig. (Russisch m. franz. Résumé).
DEMOOR, J. 1895. Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Archiv. de Biolog., t. 13, S. 163—240, Taf. 9—10.
DENKE, P. 1902. Sporenentwicklung bei *Selaginella*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 12, S. 182—199, Taf. 5.
DENNISTON, R. H. 1913. The individuality of *Gentiana procera*. Science. N. Ser., vol. 37, S. 383—384.
DENSMOORE, H. D. 1908. The origin, structure and function of the polar caps in *Smilacina amplexicaulis* NUTT. Univers. Californ. Public. Bot. III, Nr. 2, S. 303 bis 330, Taf. 4—8.
v. DERSCHAU, M. 1900. Die Entwicklung der Peristomzähne des Laubmoossporogoniums. Bot. Centralbl., Bd. 82, S. 161—168, 193—200, Taf. 2.
— 1904. Wanderung nucleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 22, S. 400—411, Taf. 21.
— 1907. Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 22, I. Abt., S. 167—190, Taf. 7, 2 Fig.
— 1908. Beiträge zur pflanzlichen Mitose, Centren, Blepharoplasten. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46, S. 103—118, Taf. 6.
— 1909. Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 27, S. 99—100.
— 1910. Zur Frage eines Makronucleus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellforsch., Bd. 4, S. 254—264, 8 Fig.
— 1911. Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 7, S. 424—446, Taf. 31—33.
— 1914. Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, S. 220—240, Taf. 17.
— 1915. Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkerne (Eine zusammenfassende Studie). Archiv f. Zellforsch., Bd. 14, S. 255—277, Taf. 13—14.
— 1918. Über disperme Befruchtung der Antipoden bei *Nigella arvensis*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 36, S. 260—262, Taf. 6.
— 1920. Pflanzliche Plasmastrukturen und ihre Beziehungen zum Zellkern. Flora, Bd. 113, S. 199—212, Taf. 8—9.
DESSIATOFF, N. 1911. Zur Entwicklung des Embryosackes von *Euphorbia virgata* W. R. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, S. 33—39, 17 Fig.
DETLEFSEN, J. A. 1920. Is crossing-over a function of distance? Proceed. Nat. Acad. Sci., vol. 6, S. 663—669.
DEVISÉ, R. 1914. Le fuseau dans les microsporocytes du *Larix*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 158, S. 1028—1030.
DIETEL, P. 1900. *Hemibasidii*. Natürl. Pflanzenfamilien von ENGLER, A. u. PRANTL, K., I. Teil, 1. Abt.**, S. 2—24, 13 Fig.
— 1914. Kurze Notiz über die Kerne in den Teleutosporen von *Uromyces Rumicis* (SCHUM) WINT. und *Uromyces Ficariae* (SCHUM) LÉV. Annal. mycol., Bd. 12, S. 422—423.
DIGBY, L. 1905. On the cytology of apogamy and apospory. II Prel. note on apospory. Proceed. Roy. Soc., Ser. B., vol. 76, S. 463—467, 3 Fig.
— 1909. Observations on „chromatin bodies" and their relation to the nucleolus in *Galtonia candicans*, DECSNE. Ann. of Bot., vol. 23, S. 491—502, Taf. 33—34.

DIGBY, L. 1910. Nuclear divisions of *Galtonia candicans.* Ann. of Bot., vol. 24, S. 727—757, Taf. 59—63.
— 1912. The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* hybrids. Ann. of Bot., vol. 26, S. 357—388, Taf. 41—43.
— 1914. A critical study of the cytology of *Crepis virens.* Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, S. 97—146, Taf. 8—10.
— 1919. On the archesporial and meiotic mitoses of *Osmunda.* Ann. of Bot., vol. 33, S. 135—172, Taf. 8—12, 1 Fig.
DITTRICH, G. 1898. Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. COHNs Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 8, S. 17—52.
DITTSCHLAG, E. 1910. Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Puccinia Falcariae.* Centralbl. f. Bakter., II. Abt., Bd. 28, S. 473—492, 3 Taf., 7 Fig.
DIXON, H. H. 1894. Fertilization of *Pinus silvestris.* Ann. of Bot., vol. 8, S. 21—34, Taf. 3—5.
— 1895a. The nuclei of *Lilium longiflorum.* Ann. of Bot., vol. 9, S. 663—665.
— 1895b. Abnormal nuclei in the endosperm of *Fritillaria imperialis.* Ann. of Bot., vol. 9, S. 665—666.
— 1895c. On the chromosomes of *Lilium longiflorum.* Proc. Royal Irish. Acad., 3 Ser., vol. 3, S. 707—720, Taf. 23.
— 1895d. Note on the nuclei of the endosperm of *Fritillaria imperialis.* Proc. Royal Irish. Acad., 3 Ser., vol. 3, S. 721—726, Taf. 24.
— 1899. The possible function of the nucleolus in heredity. Ann. of Bot., vol. 13, S. 269—278.
— 1901. On the first mitosis of the spore mother cells of *Lilium.* Notes Bot. Labor. Trinity College Dublin, vol. 4, S. 129—139, Taf. 7—8.
DOBELL, C. C. 1908. Notes on some parasitic Protists. Quart. Journ. Microscop. Scienc., N. Ser., vol. 52, S. 121—138, Taf. 6.
— 1909. On the so-called „sexual" method of spore formation in the disporic bacteria. Quart. Journ. Microscop. Scienc., N. Ser., vol. 53, S. 579—596, Taf. 1—13, 3 Fig.
— 1911a. Contributions to the cytology of the Bacteria. Quart. Journ. Microscop. Scienc. N. Ser., vol. 56, S. 395—506, Taf. 16—19, 1 Fig.
— 1911b. On *Cristispira veneris* n. sp. and the affinities and classification of *Spirochaete.* Quart. Journ. Microsc. Scienc., N. Ser., vol. 56, S. 507—541, Taf. 20, 2 Fig.
— 1911c. *Paraspirillum Vejdovskii* n. g. n. sp., a new bacterial form. Archiv f. Protistkd., Bd. 24, S. 97—108, Taf. 8, 7 Fig.
— 1912. Researches on the Spirochaets and related organisms. Archiv f. Protistkd., Bd. 26, S. 117—240, Taf. 13—17, 3 Fig.
DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, J. u. W. 1907. Über eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauffolgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoiden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen *Polytrichum*arten. Rec. Trav. botan. Néerland., Bd. 4, S. 177—220, Taf. 5—6.
— 1908. Über die Spermatogenese der Moose, speziell mit Berücksichtigung der Centrosomen- und Reduktionsteilungsfragen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26a, S. 301—309, Taf. 5.
— 1910. Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java. II. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 23, S. 119—181, Taf. 24—31.
DODEL, A. 1891. Beiträge zur Erkenntnis der Befruchtungserscheinungen bei *Iris sibirica.* Festschr. f. NÄGELI u. KOELLIKER, Nr. 10, 15 S., 3 Taf., Zürich.
DODGE, B. O. 1920. The life history of *Ascobolus magnificus.* Origin of the ascocarp from two streams. Mycologia, vol. 12, S. 115—134, Taf. 7—8, 28 Fig.
DOFLEIN, F. 1916. Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl., 1190 S., 1198 Fig., Jena.
— 1918. Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. 1. Die Kernteilung von *Polytomella agilis* AR. 2. Die Zell- und Kernteilung bei *Ochromonas granularis* n. sp. Zoolog. Anzeig., Bd. 49, S. 289—306, 2 Fig.
— 1919. Studien zur Naturgeschichte der Protozoen X. Über *Polytomella agilis* ARAGO, nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei den Protozoen und den Stoffwechsel der Zuckerflagellaten. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. der Tiere, Bd. 41, S. 1—112, Taf. 1—9, 32 Fig.
— 1922. Untersuchungen über Chrysomonaden. Archiv f. Protistkd., Bd. 44, S. 149—213, Taf. 6—10, 3 Fig.
DOGIEL, V. 1906. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitteil. zoolog. Station Neapel, Bd. 18, S. 1—45, Taf. 1—2.

DOMARADSKY, M. 1908. Zur Fruchtkörperentwicklung von *Aspergillus Fischeri* WEHMER V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26a, S. 14—16.

DONATI, G. 1912. Di alcune particolarità embryologiche in *Poinsettia pulcherrima* R. G. Atti R. Accad. Lincei Roma, vol. 21, S. 512-514.

— 1913. Ricerche embriologiche sulle „Euphorbiaceae". Annali di Bot., vol. 11, S. 395—399, Taf. 7.

DONCASTER, SC. D. 1914. Chromosomes, heredity and sex: a review of the present state of the evidence with regard to the material basis of hereditary transmission and sex-determination. Quart. Journ. Microsc. Scienc. N. Ser., vol. 59, S. 487—521, 4 Fig.

DOP, P. 1902. Sur le pollen des Asclépiadacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 135, S. 710—712.

— 1913a. Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia*. Bull. soc. bot. France, t. 60, S. 1—16, 45—50, 92—98, Taf. 1, 3 Fig.

— 1913b. Sur la cytologie des suçoirs micropylaires de l'albumen de *Veronica persica*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 156, S. 1922—1924.

DORSEY, M. J. 1914. Pollen development in the grape, with special reference to sterility. Univers. Minnes. Agric. Exper. Stat. Bull. 144, S. 1—60, Taf. 1—4.

DOUIN, CH. 1909. Nouvelles observations des *Sphaerocarpus*. Rev. Bryolog., vol. 36, S. 37—41.

DRAGOIN, J. u. VLÈS, F. 1921. Les conséquences cytologiques de l'arrêt osmotique de la division cellulaire. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 1210—1211.

DRECHSLER, CH. 1919. Morphology of the genus *Actinomyces* II. Bot. Gaz., vol. 67, S. 147—168, Taf. 2—9.

DRIESCH, H. 1894. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. 184 S., 8 Fig., Leipzig.

— 1906. Die Physiologie der tierischen Form. Ergebnisse d. Physiologie, Bd. 5, S. 1—107, 7 Fig.

— 1909a. Philosophie des Organischen. Bd. I, 333 S.; Bd. II, 401 S. Leipzig.

— 1909b. Die Entwicklungsphysiologie 1905—1909. Ergebnisse Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 17, S. 1—157.

DRUDE, O. 1917. Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit *Cucurbita Pepo*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 35, S. (26)—(57), Taf. (I), 3 Fig.

DRÜNER, L. 1894. Zur Morphologie der Centralspindel. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 28, S. 469—474.

— 1895. Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 29, S. 271—344, Taf. 4—8.

DUCAMP, L. 1902. Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. Annal. Sc. Nat., Sér. VIII Bot., t. 15, S. 311—402, Taf. 6—13.

DUDGEON, W. 1918. Morphology of *Rumex crispus*. Bot. Gaz., vol. 66, S. 393—420, Taf. 17—19, 21 Fig.

DÜRKEN, B. 1919. Einführung in die Experimentalzoologie. 446 S., 224 Fig. Berlin.

DUFF, G. H. 1920. Development of the *Geoglossaceae*. Prel. comm. Bot. Gaz., vol. 69, S. 341—346.

DUFOUR, J. 1886. Notices microchimiques sur le tissu épidermique des végétaux. Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat. 3. sér., t. 22, S. 134—142.

DUFRÉNOY, J. 1919. Sur les tumeurs bactériennes expérimentales des *Pinus*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 169, S. 545—547.

DUGGAR, B. M. 1899. On the development of the pollen-grain and the embryo-sac in *Bignonia venusta*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 26, S. 89—105, Taf. 352—354.

— 1909. Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. Bot. Gaz., vol. 29, S. 81—98, Taf. 1—2.

DUNN, GR. A. 1917. Development of *Dumontia filiformis* II. Development of sexual plants and general discussion of results. Bot. Gaz., vol. 63, S. 425—467, Taf. 19—22, 7 Fig.

DUNN, L. B. 1900. Morphology of the development of the ovule in *Delphinium exaltatum*. Proceed. Americ. Associat. Advanc. Scienc., vol. 49, S. 284.

DUNN, L. C. 1917. Nucleus and cytoplasm as vesicles of heredity. Americ. Natural., vol. 51, S. 286—300.

DUPLER, A. W. 1917. The gametophytes of *Taxus canadensis* MARSH. Bot. Gaz., vol. 64, S. 115—136, Taf. 11—14.

— 1919. Staminate strobilus of *Taxus canadensis*. Bot. Gaz., vol. 68, S. 345—366, Taf. 24—26, 22 Fig.

DURAND, E. J. 1908. The development of the sexual organs and sporogonium of *Marchantia polymorpha*. Bullet. Torrey bot. Club, vol. 35, S. 321—335, Taf. 21—25.
EAMES, A. J. 1913. The morphology of *Agathis australis*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 1—38, Taf. 1—4, 92 Fig.
EAST, E. M. 1915. The chromosome view of heredity and its meaning to plant breeders. Americ. Natural., vol. 49, S. 457—494.
— u. PARK, J. B. 1918. Studies on self-sterility II. Pollen-tube growth. Genetics, vol. 3, S. 353—366, 3 Fig.
EICHLER, K. 1906. Über einen Kastrationsversuch bei *Tragopogon*. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. 56, S. 337—340, 4 Fig.
EIDAM, E. 1887. *Basidiobolus*, eine neue Gattung der Entomophthoraceen. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 4, S. 181—251, Taf. 9—12.
EISEN, G. 1899. The chromoplasts and the chromioles. Biolog. Centralbl., Bd. 19, S. 130—136, 5 Fig.
EISENSCHITZ, S. 1895a. Beiträge zur Morphologie der Sproßpilze. Diss. Bern, 24 S. Wien.
— 1895b. Über die Granulierung der Hefezellen. Centralbl. f. Bakter., II. Abt., Bd. 1, S. 674—680.
EKSTRAND, H. 1918. Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago* (V. M.). Svensk bot. Tidskr., Bd. 12, S. 202—206, 7 Fig.
— 1920. Über die Mikrosporenbildung von *Isoetes echinosporum*. Svensk bot. Tidskr., Bd. 14, S. 312—318, 2 Fig.
ELFVING, FR. 1879. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 13, S. 1—28, Taf. 1—3.
ELKINS, M. G. 1914. The maturation phases in *Smilax herbacea*. Bot. Gaz., vol. 57, S. 32—52, Taf. 4—6.
ELLIS, D. 1903. Untersuchungen über *Sarcina*, *Streptococcus* und *Spirillum*. Centralbl. f. Bakter., I. Abt., Bd. 33, S. 1—17, 81—96, 161—166, 2 Taf.
— 1906. The life history of *Bacillus hirtus*. Ann. of Bot., vol. 20, S. 233—258, Taf. 16.
— 1907. A contribution to our knowledge of the thread-bacteria I. Centralbl. f. Bakter., II. Abt., Bd. 19, S. 502—518, 2 Taf.
V. D. ELST, P. 1909. Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceen. Diss. Utrecht. 59 S., 1 Taf.
EMERSON, R. A. 1911. Genetic correlation and spurious allelomorphism in Maize. 24. ann. Report. Nebraska Agricult. Expmt. Stat., S. 59—90, 9 Fig.
— 1915. Anomalous endosperm development in Maize and the problem of bud sports. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 14, S. 241—259, 1 Fig.
— 1921. Genetic evidence of aberrant chromosome behavior in maize endosperm. Americ. Journ. of Botan., vol. 8, S. 411—424, 1 Fig.
ENDERLEIN, G. 1921. Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Bakterien. Bakter. Studien V. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 38, I. Abt., S. 53—72, Taf. 1.
ENDLICHER, ST. u. UNGER, FR. 1843. Grundzüge der Botanik. 494 S., 1 Karte. Wien.
ENGLER, A. u. GILG, E. 1919. Syllabus der Pflanzenfamilien. 8. Aufl., XXXV und 395 S., 457 Fig. Berlin.
ENSIGN, M. R. 1919. Venation and senescence of polyembryonic *Citrus* plants. Americ. Journ. of Botan., vol. 6, S. 311—329, 6 Fig.
ENTZ, G. 1909. Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, Bd. 25, S. 246—274, Taf. 8—11.
— 1913a. Über ein Süßwasser-*Gymnodinium*. Archiv f. Protistkd., Bd. 29, S. 399—406, Taf. 13, 1 Fig.
— 1913b. Cytologische Beobachtungen an *Polytoma uvella*. V. M. Verh. d. D. zool. Ges., Bd. 23, S. 249—252, 1 Taf.
— 1918. Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella*. Archiv f. Protistkd., Bd. 38, S. 324—354, Taf. 12—13, 5 Fig.
— 1921. Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. Archiv f. Protistkd., Bd. 43, S. 416—430, Taf. 13—14, 10 Fig.
ERDMANN, RH. 1908a. Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. d. Anatom. u. Entwicklungsgesch., Bd. 18, S. 844—893.
— 1908b. Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, S. 76—136, 6 Curven.
— 1912. Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum. Ergebn. d. Anatom. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20, S. 471—566, 12 Fig.

Erdmann, Rh. u. Woodruff, L. L. 1914. Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramaecien. Biolog. Centralb., Bd. 34, S. 484—496, 6 Fig.

Eriksson, J. 1904. Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze. II. *Puccinia dispersa* Eriks. in der heranwachsenden Roggenpflanze. III. *Puccinia glumarum* (Schum.) Eriks. u. Henn. in der heranwachsenden Gerstenpflanze. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 38, Nr. 3, 18 S., 3 Taf.

— 1905. Desgl. IV. *Puccinia graminis* Pers. in der heranwachsenden Getreidepflanze. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 39, Nr. 5, 41 S., 2 Taf.

— 1910. F. Zachs cytologische Untersuchungen über die Rostflecken des Getreides und die Mycoplasmatheorie. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, Bd. 119, S. 1043—1050.

— 1911. Der Malvenrost (*Puccinia Malvacearum* Mont.), seine Verbreitung, Natur und Entwickelungsgeschichte. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 47, Nr. 2, 125 S., 6 Taf., 18 Fig.

— 1916. Über den Ursprung des primären Ausbruches der Krautfäule *Phytophthora infestans* (Mont.) de By. auf dem Kartoffelfelde. Arkiv f. Bot., Bd. 14, Nr. 20, 72 S., 6 Taf., 5 Fig.

— 1918. Zur Entwickelungsgeschichte des Spinatschimmels (*Peronospora Spinaciae* [Grew] Laub). Arkiv f. Bot., Bd. 15, Nr. 15, 25 S., 4 Taf., 3 Fig.

Eriksson, J. u. Tischler, G. 1904. Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze. I. *Puccinia glumarum* (Schum) Eriks. u. Henn. in der heranwachsenden Weizenpflanze. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 37, Nr. 6, 19 S., 3 Taf.

Ernst, A. 1901a. Über Pseudo-Hermaphroditismus uud andere Mißbildungen der Oogonien von *Nitella syncarpa* (Thuill). Kützing. Flora, Bd. 88, S. 1—36, Taf. 1—3.

— 1901b. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana L.* Flora, Bd. 88, S. 37—77, Taf. 4—8.

— 1902. Chromosomenreduktion, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia L.* und *Trillium grandiflorum* Salisb. Flora, Bd. 91, S. 1—46, Taf. 1—6.

— 1908a. Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26a, S. 419—438, Taf. 7.

— 1908b. Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verhandl. schweiz. naturforsch. Ges., 91. Jahres-Vers. Glarus, Bd. 1, Sep. 34 S., 10 Fig.

— 1909. Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 27, S. 157—168, Taf. 7.

— 1914. Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, Bd. 106, S. 129—159, Taf. 1—2.

— 1917. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. V. M. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 17, S. 203—250, 5 Fig.

— 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. 666 S., 2 Taf., 172 Fig. Jena.

— 1921. Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. (Vortrag Berlin.) Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 233—235 (s. a. Referat in Naturwissensch., Bd. 9, S. 845).

— u. Bernard, Ch. 1909. Embryologie von *Thismia javanica* J. J. S. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 23, S. 48—61, Taf. 14—17.

— — 1911. Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miqu. und *Thismia Versteegi* Sm. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 24, S. 70—77, Taf. 12—13.

— — 1912a. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. Championii* Thw. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 25, S. 161—188, Taf. 13—17.

— — 1912b. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 26, S. 234—257, Taf. 19—22.

— 1914. Embryologie von *Burmannia tuberosa*. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 28, S. 121—124, Taf. 19.

— u. Schmid, Ed. 1913. Über Blüte und Frucht von *Rafflesia*. Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen. Annal. jardin bot. Buitenzorg, vol. 27, S. 1—58, Taf. 1—8.

ERNST, P. 1889. Über Kern- und Sporenbildung bei Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 5, S. 428—486, Taf. 5—6.
— 1902. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakter., II. Abt., Bd. 8, S. 1 bis 7, 34—36, 65—73, 97—107, 2 Taf.
— 1915. Die Pathologie der Zelle. Handbuch d. allgem. Pathologie, Bd. III, I. Abt., Sep., 408 S., 108 Fig.
ERRERA, L. 1886. Eine fundamentale Gleichgewichtsbedingung organischer Zellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 4, S. 441—443.
— 1888. Über Zellformen und Seifenblasen. (Verh. 60 Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte) abgedruckt im Bot. Centralbl., Bd. 34, S. 395—398.
— 1890. L'aimant agit-il sur le noyau en division? Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique, t. 29, pt. II, S. 17—24, 1 Fig.
ESCOYEZ, E. 1907 a. Blépharoplaste et centrosome dans le *Marchantia polymorpha*. Cellule, t. 24, S. 247—256, 1 Taf.
— 1907 b. Le noyau et la caryocinèse chez le *Zygnema*. Cellule, t. 24, S. 353 bis 366, 1 Taf.
— 1909. Caryocinèse, centrosome et kinoplasme dans le *Stypocaulon scoparium*. Cellule, t. 25, S. 179—204, 1 Taf.
EULER, H. 1909. Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. Teil II u. III, 298 S., Braunschweig.
EVANS, A. T. 1919. Embryosac and embryo of *Pentstemon secundiflorus*. Bot. Gaz., vol. 67, S. 427—437, Taf. 12.
EVANS, J. B. 1907. The cereal rusts. I The development of their Uredo mycelia. Ann. of Bot., vol. 21, S. 441—466, Taf. 40—43.
v. FABER, F. C. 1910. Pilzgallen an Wurzeln von *Kickxia elastica* PREUSS. Annal. mycol., vol. 8, S. 449—451, 1 Fig.
— 1912 a. Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Annal. jardin bot. Buitenzorg., vol. 25, S. 59—160, Taf. 1—12.
— 1912 b. Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, S. 283—375, Taf. 3—5, 7 Fig.
FAIRCHILD, D. G. 1894. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei *Valonia utricularis*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 12, S. 331—338, Taf. 21.
— 1897. Über Kernteilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum* EIDAM. PRINGSHHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 285—296, Taf. 13—14.
FAMILLER, J. 1896. Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora, Bd. 82, S. 133—168, 10 Fig.
FANTHAM, H. B. u. PORTER, B. 1909. *Bacillus arenicolae* n. sp., a pathogenic Bacterium from the gut-epithelium of *Arenicola ecaudata*. Centralbl. f. Bakter. 1 Abt., Bd. 52, S. 329—334, 1 Taf.
FARMER, J. B. 1890. On *Isoetes lacustris* L. Ann. of Bot., vol. 5, S. 37—72, Taf. 5 bis 6, 1 Fig.
— 1893. On nuclear division in the pollen-mother-cells of *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., vol. 7, S. 393—396, 2 Fig.
— 1894. Studies in Hepaticae. On *Pallavicinia decipiens* MITTEN. Ann. of Bot., vol. 8, S. 35—52, Taf. 6—7.
— 1895 a. On spore formation and nuclear division in the *Hepaticae*. Ann. of Bot., vol. 9, S. 469—523, Taf. 16—18.
— 1895 b. On the division of the chromosomes in the first mitosis in the pollen-mother-cell of *Lilium*. Journ. Roy. microsc. Soc., S. 501—504, Taf. 10.
— 1895 c. Über Kernteilung in *Lilium*-Antheren, besonders in bezug auf die Centrosomenfrage. Flora, Bd. 80, S. 56—67, Taf. 2—3.
— 1895 d. Further investigations on spore-formation in *Fegatella conica*. Ann. of Bot., vol. 9, S. 666—668.
— 1901. The quadripolar spindle in the spore-mother-cell of *Pellia epiphylla*. Ann. of Bot., vol. 15, S. 431—433.
— 1904. On the interpretation of the quadripolar spindle in the *Hepaticae*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 63—65.
— 1906. Sporogenesis in *Pallavicinia*. Bot. Gaz., vol. 41, S. 67—69.
— 1907 a. Address to the Botanical section of the British Associat. for the advanc. of scienc. Leicester Sep. 10 S.
— 1907 b. On the structural constituents of the nucleus, and their relation to the organisation of the individual. Proceed. Royal Soc. Ser. B., vol. 79, S. 446—464.

FARMER, J. B. 1912a. „Nuclear osmosis“ and its assumed relation to nuclear division. New Phytol., vol. 11, S. 139—144.
— 1912b. Telosynapsis and parasynapsis. Ann. of Bot., vol. 26, S. 623—624.
— 1913. Nuclear osmosis and meiosis. New Phytol., vol. 12, S. 22—28
— u. DIGBY, L. 1907. Studies in apospory and apogamy in Ferns. Ann. of Bot., vol. 21, S. 161—199, Taf. 16—20.
— — 1910. On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns. Ann. of Bot., vol. 24, S. 191—212, Taf. 16—18.
— — 1914. On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 205, S. 1—25, Taf. 1—2, 14 Kurven.
— u. MOORE, J. E. S. 1896. On the essential similarities existing between the heterotype nuclear divisions in animals and plants. Anat. Anzeig., Bd. 11, S. 71—80, 29 Fig.
— — 1904. New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. Proceed. Roy. Soc., Ser. B., vol. 72, S. 104—108, 6 Fig.
— — 1905. On the maiotic phase (reduction divisions) in animals and plants. Quart. Journ. Microsc. Sci., vol. 48, S. 489—557, Taf. 34—41.
— MOORE, J. E. S. u. DIGBY, L. 1903. On the cytology of apogamy and apospory I. Preliminary note on apogamy. Proceed. Roy. Soc., Ser. B., vol. 71, S. 453—457, 4 Fig.
— MOORE, J. E. S. u. WALKER, C. E. 1903. On the ressemblances exhibited between the cells of malignant growth in man and those of normal reproductive tissues. Proceed. Roy. Soc., Ser. B., vol. 72, S. 499—504 (Übersetzt im Biolog. Centralbl., Bd. 24, S. 1—7).
— u. REEVES, J. 1894. On the occurrence of centrospheres in *Pellia epiphylla* NEES. Ann. of Bot., vol. 8, S. 219—224, Taf. 14.
— u. SHOVE, D. 1905. On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. Microsc. Sci., vol. 48, S. 559—569, Taf. 42—43.
— u. WILLIAMS, J. L. 1896. On fertilization and the segmentation of the spore in *Fucus*. Ann. of Bot., vol. 10, S. 479—487.
— — 1898. Contributions to our knowledge of the *Fucaceae*; their life-history and cytology. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 190, S. 623—645, Taf. 19—24.
FARR, C. H. 1916. Cytokinesis of the pollen-mother-cells of certain Dicotyledons. Mem. New York bot. Garden, vol. 6, S. 235—317.
— 1918. Cell division by furrowing in *Magnolia*. Amer. Journ. of Botan., vol. 5, S. 379—395, Taf. 30—32.
FARR, W. K. 1920. Cell-division of the pollen-mother-cell of *Cobaea scandens alba*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 47, S. 325—338.
FAULL, J. H. 1905. Development of ascus and spore formation in *Ascomycetes*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 32, S. 77—114, Taf. 7—11.
— 1911. The cytology of the *Laboulbeniales*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 649—654.
— 1912. The cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 325—355, Taf. 37—40.
FEDERLEY, H. 1903. Die Copulation der Conidien bei *Ustilago Tragopogi-pratensis* PERS. Oefversigt af Finska Vetensk. Soc. Förhandling., Bd. 46, Nr. 2, 23 S., 1 Fig.
— 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 9, S. 1—110, Taf. 1—4, 5 Fig.
— 1915a. Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Oefversigt af Finska Vetensk. Soc. Förhandl., Bd. 57 Afd. A, Nr. 26, 36 S., 5 Fig.
— 1915b. II. ibid., Bd. 57 Afd. A, Nr. 30, 26 S., 10 Fig.
— 1916. III. ibid., Bd. 58 Afd. A, Nr. 12, 17 S., 4 Fig.
FEDOROWITSCH, A. 1902. Über die Körnigkeit der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 8, S. 481—495, 1 Taf.
FEINBERG, L. 1900. Über den Bau der Bakterien. Anat. Anz., Bd. 17, S. 225—237, Taf. 4—8.
FERDINANDSEN, C. u. WINGE, Oe. 1920. *Clathrosorus*, a new genus of *Plasmodiophoraceae*. Ann. of Bot., vol. 34, S. 467—469, Taf. 21.
FERGUSON, M. C. 1901a. The development of the pollen-tube and the division of the generative nucleus in certain species of Pines. Ann. of Bot., vol. 15, S. 193—223, Taf. 12—14.

FERGUSON, M. C. 1901 b. The development of the egg and fertilization in *Pinus Strobus*. Ann. of Bot., vol. 15, S. 435—479, Taf. 23—25.
— 1903. The spongy tissue of Strasburger. Science. N. Ser., vol. 18, S. 308—311.
— 1904. Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proceed. Wash. Acad. Sci., S. 1—202, Taf. 1—24.
— 1913. Included cytoplasm in fertilization. Bot. Gaz., vol. 56, S. 501—502.
FERRARIS, T. 1902. Ricerche embriologiche sulle Iridacee. I. Embriologia del g. *Romulea* MARATTI. Ann. R. Istit. Bot. Roma., vol. 9, S. 221—241, Taf. 6—7.
FICK, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. Suppl., S. 179—228.
— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 16, S. 1—140.
— 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 604 bis 611.
— 1909. Bemerkungen zu BOVERIs Aufsatz über die Blastomeren-Kerne von *Ascaris* und die Theorie der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, S. 521—523.
FINK, B. 1899. Contributions to the life history of *Rumex*. Minnesota Bot. studies., vol. 2, Bot. Ser. 4, S. 137—153, Taf. 9—12.
FISCH, C. 1885 a. Über die Pilzgattung *Ascomyces*. Bot. Ztg., Bd. 43, Sp. 33—39, 49—59.
— 1885 b. Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, S. 47—125, Taf. 1—4.
— 1885 c. Über das Verhalten der Zellkerne in fusionierenden Pilzzellen. Tagebl. 58. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte, Straßburg, S. 149—150.
FISCHER, A. 1880. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 14, S. 90—132, Taf. 2—5.
— 1886. Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren. Ber. d. Verh. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Kl., Bd. 38, S. 291—336, 2 Taf.
— 1891. Die Plasmolyse der Bakterien. Ber. d. Verh. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Kl., Bd. 43, S. 52—74, 1 Taf.
— 1895. Untersuchungen über Bakterien. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, S. 1—163, Taf. 1—5.
— 1897. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. 136 S., 3 Taf., Jena.
— 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. 362 S., 1 Taf., 21 Fig., Jena.
— 1905. Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg., Bd. 63, I. Abt., S. 51—130, Taf. 4—5.
FISCHER, M. H. u. HOOKER, M. O. 1916. Über die Nachahmung einiger anatomischer Strukturen. Kolloid-Zeitschr., Bd. 19, S. 220—230, 17 Fig.
FISHER, G. C. 1914. Seed development in the genus *Peperomia*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 41, S. 137—156, 221—241, Taf. 3—6, 1 Fig.
FITTING, H. 1900. Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg., Bd. 58, I. Abt., S. 107—165, Taf. 5—6.
— 1902. Referat über GERASSIMOFF, J. J. „Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle.“ Bot. Ztg., Bd. 60, II. Abt., Sp. 36—37.
— 1917. Die Pflanze als lebender Organismus. 44 S., Jena.
— 1919. Morphologie in „Lehrbuch der Botanik“. 14. Aufl., S. 5—182, 235 Fig., Jena.
FITZPATRICK, H. M. 1918 a. The cytology of *Eocronartium muscicola*. Americ. Journ. of Bot., vol. 5, S. 397—419, Taf. 30—32.
— 1918 b. Sexuality in *Rhizina undulata* FRIES. Bot. Gaz., vol. 65, S. 201—226, Taf. 3—4.
FLEISCHER, M. 1920. Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 38, S. 84—92, Taf. 2, 1 Fig.
FLEMMING, W. 1879. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen I. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 16, S. 302—436, Taf. 15—18.
— 1880. II. ibid., Bd. 18, S. 151—259, Taf. 7—9. III. ibid., Bd. 20, S. 1—86, Taf. 1—4.
— 1882. Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. 424 S., 8 Taf., 10 Fig., Leipzig.

FLEMMING, W. 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29, S. 389—463, Taf. 23—26.
— 1891 a. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, S. 685—751, Taf. 38—40.
— 1891 b. Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, S. 249—298, Taf. 13—14.
FLORIN, R. 1918 a. Cytologische Bryophytenstudien I. Über Sporenbildung bei *Chiloscyphus polyanthus* (L.) CORDA. Arkiv f. Bot., Bd. 15, S. 1—10, 1 Taf., 2 Fig.
— 1918 b. Das Archegonium der *Riccardia pinguis* (L) B. GR. Svensk bot. Tidskr., vol. 12, S. 464—470, 4 Fig.
FÖRSTER, F. 1892. Über eine merkwürdige Erscheinung bei *Chromatium Okenii* EHRBG. Centralbl. f. Bakt., Bd. 11, S. 257—264, 1 Taf.
FOL, H. 1873. Die erste Entwickelung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 7, S. 471—492, Taf. 24—25, 3 Fig.
FORENBACHER, A. 1914. Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla*. Acad. d. scienc. et des arts des Slaves du sud de Zagreb. S. 86—97.
FRANCÉ, R. H. 1894. Die Polytomeen, eine morphologisch-entwickelungsgeschichtliche Studie. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 26, S. 295—378, Taf. 15—18, 12 Fig.
FRANCK, W. J. 1911. Somatische Kern-en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Diss. Delft., 184 S., 8 Taf., 12 Fig.
FRANK, B. 1872. Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle, und deren innere und äußere Ursachen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 8, S. 216—303.
FRASER, H. C. J. 1907 a. Contribution to the cytology of *Humaria rutilans* Fr. Pr. n. Ann. of Bot., vol. 21, S. 307—308.
— 1907 b. On the sexuality and development of the ascocarp in *Lachnea stercorea*. Ann. of Bot., vol. 21, S. 349—358, Taf. 29—30.
— 1908. Contributions to the cytology of *Humaria rutilans* FRIES. Ann. of Bot., vol. 22, S. 35—52, Taf. 4—5.
— 1911. Longitudinal fission of the meiotic chromosomes in *Vicia Faba*. Rep. brit. Ass. Adv. Sc. Portsmouth, vol. 80, S. 571.
— 1913. The development of the ascocarp in *Lachnea cretea*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 553—563, Taf. 42—43.
— 1914. The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of *Vicia Faba*. Ann. of Bot., vol. 28, S. 633—642, Taf. 43—44.
— u. BROOKS, W. E. ST. 1909. Further studies on the cytology of the ascus. Ann. of Bot., vol. 23, S. 537—549, Taf. 39—40, 1 Fig.
— u. CHAMBERS, H. S. 1907. The morphology of *Aspergillus herbariorum*. Annal. mycolog., vol. 5, S. 419—431, Taf. 11—12.
— u. SNELL, J. 1911. The vegetative divisions in *Vicia Faba*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 845—855, Taf. 62—63.
— u. WELSFORD, E. J. 1908. Further contributions to the cytology of the *Ascomycetes*. Ann. of Bot., vol. 22, S. 465—477, Taf. 26—27, 1 Fig.
FRENZEL, J. 1891. Der Zellkern und die Bakterienspore. Biolog. Centralbl., Bd. 11, S. 757—763.
— 1892. Über den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbazillen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infekt.-Krankh., Bd. 11, S. 207—236, Taf. 14.
FREUNDLICH, H. 1919. Das Auftreten einer Mutation vom Standpunkt der Wahrscheinlichkeit. Naturwiss. Bd. 7, S. 832—835.
FRIEMANN, W. 1910. Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn, 44 S., 1 Taf.
FRIES, R. E. 1911 a. Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von *Nidularia*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 145—165, Taf. 1—2.
— 1911 b. Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus*. Svensk bot. Tidskr., vol. 5, S. 241—251, Taf. 1.
FRIESNER, R. C. 1920. Daily rhythms of elongation and cell division in certain roots. Amer. Journ. of Bot., vol. 7, S. 380—407, Taf. 24—25.
FRISENDAHL, A. 1912. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* DESV. K. Sv. Vetensk. Ak. Handl., Bd. 48, No. 7, 62 S., 3 Taf., 21 Fig.
FROMMANN, C. 1880. Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Sammlg. physiolog. Abhandl. von W. PREYER, II. Reihe, S. 385—488, Taf. 1—2, Jena.

FROMME, F. D. 1912. Sexual fusions and spore development of the flaxrust. Bull. Torrey bot. Club, vol. 39, S. 113—131, Taf. 8—9.
— 1914. The morphology and cytology of the Aecidium cup. Bot. Gaz., vol. 58, S. 1—35, Taf. 1—2, 8 Fig.
FROST, H. B. 1917. The different meanings of the term „factor“ as affecting clearness in genetic discussion. Americ. Natural., vol. 51, S. 244—250.
FRYE, T. C. 1901. Development of the pollen in some *Asclepiadaceae.* Bot. Gaz., vol. 32, S. 325—331, Taf. 13.
— 1902. A morphological study of certain *Asclepiadaceae.* Bot. Gaz., vol. 34, S. 381—413, Taf. 13—15.
— 1903. The embryo sac of *Casuarina stricta.* Bot. Gaz., vol. 36, S. 101—113, Taf. 17.
— u. BLODGETT, EL. B. 1905. A contribution to the life history of *Apocynum androsaemifolium.* Bot. Gaz., vol. 40, S. 49—53, Taf. 2.
FUHRMANN, FR. 1906a. Die Kernteilung von *Saccharomyces ellipsoideus.* I. HANSEN bei der Sproßbildung. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 15, S. 769—777.
— 1906b. Der feinere Bau der Saccharomycetenzelle. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 16, S. 629—639, 697—702.
— 1909. Die Geißeln von *Spirillum volutans.* Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 25, S. 129—161, 4 Taf., 2 Fig.
FUJII, K. 1910. Some remarks on the Cretaceous fossil flora and the causes of extinction. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 24, S. 197—220.
— u. KUWADA, Y. 1916. On the composition of factorial formula for zygotes in the study of inheritance of seed-characters of *Zea Mays L.* with notes on seed-pigments. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 30, S. 83—88.
FULLMER, E. L. 1898. Cell division in Pine seedlings. Bot. Gaz., vol. 26, S. 239—246, Taf. 23—24.
— 1899. The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva.* Bot. Gaz., vol. 28, S. 81—88, Taf. 7—8.
GÄUMANN, E. 1919. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Saxifragales.* Rec. trav. bot. Néerl., t. 16, S. 285—322, 51 Fig.
GAGER, C. S. 1902. The development of the pollinium and spermcells in *Asclepias cornuti.* Ann. of Bot., vol. 16, S. 123—148, Taf. 7.
— 1908. Effects of the rays of radium on plants. Mem. New York Bot. Garden, vol. 4, S. 1—278, 13 Taf., 73 Fig.
GAGNEPAIN, F. 1913. Le pollen des plantes cultivées. Bull. soc. bot. de France, t. 60, S. 224—231.
GAIDUKOV, N. 1906a. Über Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskops von SIEDENTOPF. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, S. 107—112.
— 1906b. Über die ultramikroskopischen Eigenschaften des Protoplasten. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, S. 192—194, 2 Fig.
— 1910. Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und Medizin. 33 S., 5 Taf., 13 Fig, Jena.
GAJEWSKA, H. 1917. Über die morphologischen Veränderungen der Kern- und Plasmasubstanzen im Verlauf des Wachstums der Oocyten. Archiv f. Zellforsch., Bd. 14, S. 464—560, Taf. 28—31.
GALLAGHER, W. J. 1908. The cytology of *Rhoeo (Tradescantia) discolor.* Ann. Bot., vol. 22, S. 117.
GALLARDO, A. 1896a. Essai d'interprétation des figures karyokinétiques. Anal. del Museo Nacional de Buenos Aires, t. 5, S. 11—22, 1 Fig.
— 1896b. La carioquinesis. Anat. de la Socied. Cientifica Argentina, t. 42, S. 3—32, 7 Fig.
— 1906a. Les propriétés des colloides et l'interprétation dynamique de la division cellulaire. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 142, S. 228—230.
— 1906b. L'interprétation bipolaire de la division karyokinétique. Anal. del Museo Nacional de Buenos Aires, t. 13 (Ser. 3a, t. 6), S. 259—276, 18 Fig.
— 1909. La division de la cellule, phénomène bipolaire de caractère électro-colloidal. Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 28, S. 125—156, 9 Fig.
GALLAUD, J. 1905a. Etudes sur les mycorrhizes endotrophes. Rev. gén. Bot., t. 17, S. 5—48, 66—85, 123—136, 223—239, 313—325, 423—433, 479—500, Taf. 1—4, 7 Fig.
— 1905b. Etudes sur une Entomophthorée saprophyte. Ann. d. sc. nat. IX. sér. Bot., t. 1, S. 101—134, 4 Fig.

GARBER, J. F. 1904. The life history of *Ricciocarpus natans*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 161—177, Taf. 9—10, 4 Fig.
GARD, M. 1911. La loi d'uniformité des hybrides de première génération est-elle absolue? 4. Confér. internation. de Génétique Paris, S. 197—200.
GARDNER, BL. 1901. Studies on growth and cell division in the root of *Vicia Faba*. Publ. Univ. Pennsylv. Bot. Labor. New ser. No. 6, vol. 2, S. 150—182, Taf. 3.
GARDNER, N. L. 1906. Cytological studies in *Cyanophyceae*. Univ. Calif. Publ. Bot., vol. 2, S. 237—296, Taf. 21—26.
— 1910. Variations in nuclear extrusion among the *Fucaceae*. Univ. Calif. Publ. Bot., vol. 4, S. 121—136, Taf. 16—17.
GATES, R. R. 1907a. Pollen development in hybrids of *Oenothera lata* × *O. Lamarckiana*, and its relation to mutation. Bot. Gaz., vol. 43, S. 81—115, Taf. 2—4.
— 1907b. Hybridization and germcells of *Oenothera* mutants. Bot. Gaz., vol. 44, S. 1—21, 3 Fig.
— 1908a. The chromosomes of *Oenothera*. Science N. Ser., vol. 27, S. 193—195.
— 1908b. Further studies on the chromosomes of *Oenothera*. Science N. Ser., vol. 27, S. 335.
— 1908c. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. Bot. Gaz., vol. 46, S. 1—34, Taf. 1—3.
— 1909a. Further studies of Oenotheran cytology. Science N. Ser., vol. 29, S. 269.
— 1909b. The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*, DE VRIES. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, S. 525—552.
— 1909c. The behavior of chromosomes in *Oenothera lata* × *gigas*. Bot. Gaz., vol. 48, S. 179—199, Taf. 12—14.
— 1909d. Studies of inheritance in the evening primrose. Chicago Medical recorder, Sep., 6 S.
— 1911a. The mode of chromosome reduction. Bot. Gaz., vol. 51, S. 321—344.
— 1911b. Pollen formation in *Oenothera gigas*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 909—940, Taf. 67—70.
— 1912. Somatic mitoses in *Oenothera*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 993—1010, Taf. 86.
— 1913a. A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. Transact. Linnean Soc. 2. Ser. Bot., vol. 3, S. 1—67, Taf. 1—6.
— 1913b. Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biol. Zentralbl., Bd. 33, S. 92—99, 113—150, 7 Fig.
— 1915a. The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. 353 S., 114 Fig., London.
— 1915b. Heredity and mutations as cell phenomena. Americ. Journ. of Bot., vol. 2, S. 519—528.
— 1916. On pairs of species. Bot. Gaz., vol. 61, S. 177—212, 12 Fig.
— 1917. The mutation theory and the species-concept. Americ. Natural., vol. 51, S. 577—595, 1 Fig.
— 1920. A preliminary account of the meiotic phenomena in the pollen mother cells and tapetum of lettuce *(Lactuca sativa)*. Proceed. Roy. Soc., Ser. B., vol. 91, S. 216—223, 2 Fig.
— u. GOODSPEED, T. H. 1916. Pollen sterility in relation of crossing. Science, N. Ser., vol. 43, S. 859—861.
— u. REES, E. M. 1921. A cytological study of pollen development in *Lactuca*. Ann. of Bot., vol. 35, S. 365—398, Taf. 16—19.
— u. THOMAS, N. 1914. A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. Quart. Journ. microsc. Science, vol. 59, S. 523 bis 571, Taf. 35—37, 4 Fig.
GAYET, L. A. 1892. Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées. Ann. sc. nat. Bot., sér. VIII., t. 3, S. 161—258, Taf. 7—13.
GEERTS, J. M. 1907. Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 25, S. 191—195, Taf. 6.
— 1908. Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26a, S. 608—614.
— 1909. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. Trav. Bot. Néerl., vol. 5, S. 93—208, Taf. 5—22.
— 1911. Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, S. 160—166, Taf. 8.
GEIGEL, R. 1912. Zur Mechanik der Kernteilung und der Befruchtung. Arch. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. 2, S. 171—188, 7 Fig.

GELEI, J. 1921. Weitere Studien über die Oogenese des *Dendrocoelum lacteum*. II. Die Längskonjugation der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 16, S. 88—169, Taf. 6—11, 7 Fig.
GEORGEVITSCH, P. M. 1907. Cytologische Studien an den geotropisch gekrümmten Wurzeln von *Lupinus albus*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 22, I. Abt., S. 1—20, Taf. 1.
— 1908. Zur Nukleolusfrage. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 23, I. Abt., S. 45—53, Taf. 5.
— 1910a. Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes Kaulfussii* H. K. et GREW. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, S. 155—170, 30 Fig.
— 1910b. Über den Einfluß von extremen Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze von *Galtonia candicans*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 25, I. Abt., S. 127 bis 136, Taf. 6—7.
— 1910c. *Bacillus thermophilus Jivoini* nov. spec. und *Bac. thermophilus Losanitchi* nov. spec. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 27, S. 150—167, 1 Taf.
— 1911. Formation et germination des spores du *Bacillus thermophilus vragnensis* GEORGEVITSCH. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 153, S. 837—839, 18 Fig.
— 1918. Etude de la génération sexuée d'une algue brune. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 167, S. 595—597.
GERASSIMOFF, J. J. 1890. Einige Bemerkungen über die Funktion des Zellkerns. V. M. Bull. Soc. Impér. d. Natur. Moscou N. sér., t. 4, S. 548—554, 3 Fig.
— 1892. Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. V. M. Bull. d. Soc. Impér. d. Natur. Moscou, N. sér., t. 6, S. 109—131.
— 1896. Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. Bull. d. Soc. Impér. d. Natur. Moscou, N. sér., t. 10, S. 477—480.
— 1897. Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. Bull. Soc. Impér. d. Natur. Moscou, N. sér., t. 11, S. 494—503, 9 Fig.
— 1899. Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. Bull. Soc. Impér. d. Natur. Moscou, N. sér., t. 13, S. 220—267, 35 Fig.
— 1901. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. Impér. d. Natur. Moscou, N. sér., t. 15, S. 185—220, Tab. 14—17.
— 1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. allgem. Physiol., Bd. 1, S. 220—258.
— 1904a. Über die Größe des Zellkerns. Beihefte bot. Centralbl., I. Abt., Bd. 18, S. 45—118, Taf. 3—4.
— 1904b. Zur Physiologie der Zelle. Bull. Soc. Impér. d. Natur. Moscou, N. sér., t. 18, S. 1—134, Taf. 1.
— 1905a. Über die kernlosen und die einen Überfluß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei *Zygnema*. Hedwigia, Bd. 44, S. 50—56.
— 1905b. Ätherkulturen von *Spirogyra*. Flora, Bd. 94, S. 79—98 u. 7 Tab.
GERTZ, O. 1916. Untersuchungen über septierte Thyllen nebst anderen Beiträgen zu einer Monographie der Thyllenfrage. Lunds Univ. Årssk. N. F. Afd. 2, Bd. 12, Nr. 12, 47 S., 8 Fig.
— 1919. Über septierte Stomazellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 37, S. 329—334, 16 Fig.
GETMAN, M. R. 1914. Oogenesis in *Hormosira*. Bot. Gaz., vol. 58, S. 264—271, Taf. 20, 7 Fig.
GIBBS, L. 1907. Notes on the development and structure of the seed in the *Alsinoideae*. Ann. of Bot., vol. 21, S. 25—35, Taf. 5—6, 4 Fig.
— 1912. On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 515—571, Taf. 49—53.
GIBELLI, G. u. FERRERO, J. 1891. Intorno allo sviluppo dell' ovolo e del seme della *Trapa natans* L. Ricerche di anatomia e di morfologia. Malpighia, vol. 5, S. 156 bis 218, Taf. 10—19.
GIERKE, H. 1884/85. Färberei zu mikroskopischen Zwecken. Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. 1, S. 62—100, 372—408, 497—557; Bd. 2, S. 13—36, 164—221.
GIESENHAGEN, K. 1905. Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. 91 S., 1 Taf., 13 Fig., Stuttgart.
— 1909. Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen. Flora, Bd. 99, S. 355 bis 369, 11 Fig.
GJURAŠIN, S. 1893. Über die Kernteilung in den Schläuchen von *Peziza vesiculosa* BULLIARD. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, S. 113—117, Taf. 7.
GODLEWSKI, E. 1906. Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 20, S. 579—643, Taf. 22—23.

GODLEWSKI, E. 1909. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. ROUX' Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmechanik d. Organismen Heft 9, 301 S., 67 Fig. Leipzig.
— 1910. Plasma und Kernsubstanz im Epithelgewebe bei der Regeneration der Amphibien. Beitrag zur Analyse der Regenerationserscheinungen. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 30, S. 81—100, Taf. 12, 5 Fig.
— 1914. Physiologie der Zeugung in WINTERSTEIN, Handbuch der vergl. Physiol. Bd. III, 2. Hälfte, S. 457—1022, 335 Fig., Jena.
— 1918. Der Eireifungsprozeß im Lichte der Untersuchung der Kernplasmarelation bei Echinodermenkeimen. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 44, S. 499—529.
GOEBEL, K. 1880. Zur Embryologie der Archegoniaten. Arb. d. Bot. Instit. Würzburg, Bd. 2, S. 437—451, 2 Fig.
— 1884. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handb. d. Bot., Bd. 3, 1. Hälfte, S. 99—432, 126 Fig.
— 1898—1901. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 838 S., 538 Fig., Jena.
— 1907. Experimentell-morphologische Mitteilungen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München, math.-phys. Kl., Bd. 37, Nr. 2, S. 119—138, Fig. 13.
— 1913. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., I. Teil, Allgemeine Organographie, 513 S., 459 Fig., Jena.
— 1918. Zur Kenntnis der Zwergfarne. Flora, Bd. 111/112, S. 268—281, 6 Fig.
GOELDI, E. A. u. FISCHER, ED. 1916. Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich, mit Vorschlägen zu einer einheitlichen biologischen Auffassung und Benennungsweise. Mittlg. Naturf. Ges. Bern. Sep., 52 S., 3 Tab.
GOETZ, G. 1899. Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg., Bd. 57, I. Abt., S. 1—13, Taf. 1.
GOLDFLUS, M. 1898/99. Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot., vol. 12, S. 374—384, Taf. 1—6; vol. 13, S. 9—17, 49—96, 87—96, 17 Fig.
GOLDSCHMIDT, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. 21, S. 1—100, Taf. 1—6, 16 Fig.
— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* LSS. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 21, S. 607—654, Taf. 36 bis 38, 1 Fig.
— 1908. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 620—622.
— 1909. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* und der Primärtypus der Reduktion. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, S. 348—370, Taf. 24 bis 25, 6 Fig.
— 1913a. Der Vererbungsmodus der gefüllten Levkoyenrassen als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung? Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 10, S. 74—98.
— 1913b. Cytologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts in: CORRENS-GOLDSCHMIDT, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin, S. 73—149, 45 Fig.
— 1913c. Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die doppeltreciproken Bastarde von DE VRIES. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9., S. 331—344, 6 Fig.
— 1913d. Einführung in die Vererbungswissenschaft in zweiundzwanzig Vorlesungen für Studierende, Ärzte, Züchter. 2. Aufl., 546 S., 189 Fig. Leipzig u. Berlin.
— 1916. Nochmals über die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde. Genetics, vol. 1, S. 348—353, Taf. 4.
— 1917. Crossing over ohne Chiasmatypie. Genetics, vol. 2, S. 82—95, 4 Fig.
— 1920a. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. ROUX' Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft 24, 163 S., 28 Fig. Leipzig.
— 1920b. Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 23, S. 1—199, Taf. 1—11, 84 Fig.
— 1920c. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. II. Archiv f. Zellforsch., Bd. 15, S. 283—290, 3 Fig.
— 1920d. Einführung in die Vererbungswissenschaft in 22 Vorlesungen für Studierende, Aerzte, Züchter. 3. Aufl., 519 S., 178 Fig. Leipzig und Berlin.
— 1921. Zur quantitativen Auffassung multipler Allelomorphe. Zeitschr. indukt. Abst. und Vererb.-Lehre, Bd. 26, S. 285—287, 1 Fig.

Golenkin, M. 1899. Algologische Mitteilungen: Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Bull. Soc. Impér. d. Natur. Moscou N. Sér., t. 13, S. 343—361, Taf. 9.
Goliński, St. J. 1893. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und des Gynäceums der Gräser. Bot. Centralbl., Bd. 55, S. 1—17, 65—72, 129—135, Taf. 1—3.
Goodspeed, Th. H. 1915. Parthenogenesis, parthenocarpy and phenospermy in *Nicotiana*. Univ. Calif. Publ. Bot., vol. 5, S. 249—272, Taf. 35.
— u. Clausen, R. E. 1917. Mendelian factor differences versus reaction system contrasts in heredity. Americ. Natural., vol. 51, S. 31—46, 92—101.
— u. Crane, M. P. 1920. Chromosome number in the *Sequoias*. Bot. Gaz., vol. 69, S. 348—349.
van Goor, A. C. J. 1918. Die Cytologie von *Noctiluca miliaris* im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 39, S. 147—208, Taf. 15—16.
Goroshankin, J. 1883. Über den Befruchtungs-Prozeß bei *Pinus Pumilio*. 4 S. Straßburg.
— 1890. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. *Chlamydomonas Braunii*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou N. Sér., t. 4, S. 498—526, Taf. 14—15.
Gow, J. E. 1907. Morphology of *Spathyema foetida*. Bot. Gaz., vol. 43, S. 131—136, 7 Fig.
— 1908a. Embryogeny of *Arisaema triphyllum*. Bot. Gaz., vol. 45, S. 38—44, 24 Fig.
— 1908b. Studies in *Araceae*. Bot. Gaz., vol. 46, S. 35—42, Taf. 4—6.
— 1913. Observations on the morphology of the Aroids. Bot. Gaz., vol. 56, S. 127—142, 47 Fig.
Gräper, L. 1914. Eine neue Anschauung über physiologische Zellausschaltung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, S. 373—394, Taf. 29, 3 Fig.
Graf, J. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 38, I. Abt., S. 405—454, Taf. 10—11, 10 Fig.
Graham, M. 1913. Studies in nuclear division of *Preissia commutata*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 661—679, Taf. 54—55.
— 1918. Centrosomes in fertilization stages of *Preissia quadrata* (Scop.) Nees. Ann. of Bot., vol. 32, S. 415—420, Taf. 10.
Granier, J. u. Boule, L. 1911a. Sur les cinèses somatiques chez *Endymion nutans*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, S. 153—154.
— — 1911b. Sur le phénomène de la conjugation des chromosomes à la prophase de la première cinèse réductrice (microsporogenèse) chez *Endymion nutans* Dum. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, S. 393—396.
— — 1911c. Sur le caractère hétérogamique des gemini chez *Impatiens glanduligera* Royle. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, S. 1020—1022.
Grant, A. E. 1886. The multinucleated condition of the vegetable cell. Transact. Bot. Soc. Edinburgh, vol. 16, S. 38—52, Taf. 5—6.
Graves, A. H. 1908. The morphology of *Ruppia maritima*. Transact. Connecticut Acad. Arts and Sc. New Haven, vol. 14, S. 59—170, Taf. 1—15, 33 Fig.
Grégoire, V. 1899a. Les cinèses polliniques dans les Liliacées. Bot. Centralbl., Bd. 78, S. 1—3.
— 1899b. Les cinèses polliniques chez les Liliacées. Cellule, t. 16, S. 233—298, 2 Taf.
— 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de la maturation. Cellule, t. 21, S. 297—314.
— 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. Prem. Mém. Cellule, t. 22, S. 219—376, 147 Fig.
— 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines *d'Allium*). Cellule, t. 23, S. 311—357, 2 Taf.
— 1907a. La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. Cellule, t. 24, S. 369—420, 2 Taf.
— 1907b. Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes: Individualité, Réduction, Structure. Ann. Soc. roy. Zool. et Malacologique de Belgique, t. 42, S. 267—320. Bruxelles.
— 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? Cellule, t. 25, S. 87—99.
— 1909. La réduction dans le *Zoogonus mirus* Lss. et le „Primärtypus". Cellule, t. 25, S. 245—285, 2 Taf.

GRÉGOIRE, V. 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique. (II. Mém.) Cellule, t. 26, S. 223—422, 145 Fig.
— 1912. Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique à propos d'une interprétation nouvelle. Ann. de la soc. scientif. de Bruxelles, t. 36, Sep., 36 S., 1 Taf.
— 1913. La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 156, S. 631—633.
— u. BERGHS, J. 1904. La figure achromatique dans le *Pellia epiphylla*. Cellule, t. 21, S. 193—239, 2 Taf.
— u. WYGAERTS. 1903a. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. N. Pr. Beihefte Bot. Centrabl., Bd. 14, S. 13—19.
— — 1903b. Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques I. Racines de *Trillium grandiflorum* et télophase homoeotypique dans le *Trillium cernuum*. Cellule, t. 21, S. 7—76, 2 Taf.
GREGORY, R. P. 1904a. The reduction division in Ferns. Proc. R. Soc. London, Ser. B., vol. 73, S. 86—92.
— 1904b. Spore formation in leptosporangiate ferns. Ann. of Bot., vol. 18, S. 445—458, Taf. 31, Fig. 1.
— 1905. The abortive development of the pollen in certain sweet-peas *(Lathyrus odoratus)*. Proc. Cambridge phil. Soc., vol. 13, S. 148—157, Taf. 1—2.
— 1909. Note on the histology of the giant and ordinary forms of *Primula sinensis*. Proc. Cambridge phil. Soc., vol. 15, S. 239—246, Taf. 10, 1 Fig.
— 1914. On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 87, S. 484—492.
— 1915. On variegation in *Primula sinensis*. Journal of Genetics, vol. 4, S. 305—321, Taf. 9—10.
GRIFFITHS, B. M. 1915. On *Glaucocystis Nostochinearum*, ITZIGSOHN. Ann. of Bot., vol. 29, S. 423—432, Taf. 19.
GRIGGS, R. F. 1908. On the cytology of *Synchytrium*. III. The role of the centrosome in the reconstruction of the nucleus. Ohio Natur., vol. 8, S. 277—286, Taf. 19—20.
— 1909a. Some aspects of amitosis in *Synchytrium*. Bot. Gaz., vol. 47, S. 127—138, Taf. 3—4.
— 1909b. Mitosis in *Synchytrium* with some observations on the individuality of the chromosomes. Bot. Gaz., vol. 48, S. 339—358, Taf. 16—18.
— 1910a. A note on amitosis by constriction in *Synchytrium*. Ohio Natural., vol. 9, S. 513—515, 4 Fig.
— 1910b. *Monochytrium*, a new genus of the *Chytridiales*; its life history and cytology. Ohio Natural., vol. 10, S. 44—54, Taf. 3—4.
— 1912. The development and cytology of *Rhodochytrium*. Bot. Gaz., vol. 53, S. 127—173, Taf. 11—16.
GRIMM, J. 1912. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Rhus* und *Coriaria*. (Diss. Bonn.) Flora, Bd. 104, S. 309—334, Taf. 10—11, 3 Fig.
GRIMM, M. 1895. Über den Bau und die Entwickelungsgeschichte von *Dictyostelium mucoroides* BRÉB. Scripta botanica, T. 4, S. 279—298, Taf. 6. (Russisch mit deutschem Résumé.)
GRIMME, A. 1902. Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung in ihrer Wirkung auf die Membran, den Protoplasten und die Einschlüsse der Bakterienzelle. (Diss. Marburg.) Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 32, S. 1—16, 81—90, 161 bis 180, 241—255, 321—327, 2 Taf.
GROOM, P. 1895. On *Thismia Aseroe* (BECCARI) and its Mycorhiza. Ann. of Bot., vol. 9, S. 327—361, Taf. 13—14.
GROSS, R. 1916. Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 14, S. 279—354, Taf. 15—16, 13 Fig.
GRUBER, A. 1885/86. Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biolog. Centralbl., Bd. 5, S. 137—141.
GRUBER, E. 1901. Über das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von *Sporodinia grandis* LINK. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 51—55, Taf. 2.
— 1912. Einige Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei *Zygorynchus Moelleri* VUILL. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 30, S. 126—133, Taf. 4.
GRÜN, C. 1913. Monographische Studien an *Treubia insignis*. Flora, Bd. 106, S. 331—392, Taf. 3—5, 14 Fig.

GRÜTTNER, A. 1897. Über die Erzeugung kernloser Zellen und über das Verhalten von in Teilung begriffenen Zellen gegenüber anästhetisch wirkenden Mitteln. Diss. Erlangen. 26 S., 1 Taf.

GUÉGUEN, F. 1899a. Recherches sur les organismes mycéliens des solutions pharmaceutiques. Etudes biologiques sur le *Penicillium glaucum* V, VI, VII. Bull. Soc. mycol. de France, t. 15, S. 15—36, Taf. 1.

— 1899b. Sur une nouvelle espèce de *Sterigmatocystis*. Bull. Soc. mycol. de France, t. 15, S. 171—188, 48 Fig.

— 1900. Recherches sur le tissu collecteur et conducteur des Phanérogames. N. pr. Journ. de Bot., t. 14, S. 140—148, 165—172.

— 1901—1902. Anatomie comparée du tissu conducteur, du style et du stigmate des Phanérogames. (I. Monocotylédones, Apétales et Gamopétales.) Journ. de Bot., t. 15, 1901, S. 265—272, 273—300, t. 16, 1902, S. 15—30, 48—65, 138—144, 167—180, 280—286, 300—313, 22 Taf. im Text.

— 1909. Recherches sur le *Mucor sphaeroporus* HAGEM. Les variations et la cytologie de ses chlamydospores. Journ. de Bot., t. 22, S. 215—243, 2 Taf.

GUÉRIN, P. 1903. Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. Journ. de Bot, t. 17, S. 101—108, 9 Fig.

— 1904. Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Thèse, Paris. 160 S., 1 Taf., 31 Fig.

— 1917. Sur l'étamine et le développement du pollen des sauges. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 165, S. 1009—1012.

GUIGNARD, L. 1881a. Note sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs. Bull. Soc. bot. de France, t. 28, S. 332—333.

— 1881b. Recherches d'embryogénie végétale comparée. I. Légumineuses. (Thèse Paris.) Ann. sc. nat. Sér. VI, t. 12, S. 1—166, Taf. 1—8.

— 1882a. Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. sc. nat. Sér. VI Bot., t. 13, S. 136—199, Taf. 3—7.

— 1882b. Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. Ann. sc. nat. Sér. VI Bot., t. 14, S. 26—45, Taf. 2.

— 1883. Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 97, S. 646—648.

— 1884. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Ann. sc. nat. Sér. VI Bot., t. 17, S. 5—59, Taf. 1—5.

— 1885a. Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. Ann. sc. nat. Sér. VI Bot., t. 20, S. 310—372, Taf. 15—18.

— 1885b. Observations sur les Santalacées. Ann. sc. nat. Sér. VII Bot., t. 2, S. 181—202, Taf. 12—14.

— 1889a. Développement et constitution des Anthérozoides. Revue génér. de Bot., t. 1, S. 11—27, 63—78, 136—145, 175—194, Taf. 2—6.

— 1889b. Sur les Anthérozoides des Marsiliacées et des Equisetacées. Bull. soc. bot. de France, t. 36, S. 378—383.

— 1899c. Observations sur le pollen des Cycadées. Journ. de Bot., t. 3, S. 222—226, 229—237, Taf. 5.

— 1899d. Etude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. Bull. soc. bot. de France, t. 36, S. C—CXLVI, 4 Taf.

— 1890. Sur le mode d'union des noyaux sexuels dans l'acte de la fécondation. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 110, S. 726—728.

— 1891a. Sur l'existence des „sphères attractives" dans les cellules végétales. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 112, S. 539—542.

— 1891b. Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 112, S. 1074—1076.

— 1891c. Nouvelles études sur la fécondation. Ann. sc. nat. Sér. VII Bot., t. 14, S. 163—296, Taf. 9—18.

— 1894. Sur l'origine des sphères directrices. Journ. de Bot., t. 8. S. 241—249, 257—264, Taf. 2.

— 1897. Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. sc. nat. Sér. VIII Bot., t. 6, S. 177—220, Taf. 9—11.

— 1898. Centrosomes in plants. Bot. Gaz., vol. 25, S. 158—164.

— 1899a. Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Rev. génér. Bot., vol. 11, S. 129—135, Taf. 4.

Guignard, L. 1899 b. Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas maior.* C. R. Ac. Sc. Paris, t. 128, S. 202—207.
— 1899 c. Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas maior.* Arch. d'anat. microscop., t. 2, S. 455—509, Taf. 19—20, 6 Fig.
— 1900 a. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. sc. nat. Sér. VIII Bot., t. 11, S. 365—387, Taf. 9—11.
— 1900 b. Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les végétaux angiospermes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 131, S. 153—160.
— 1901 a. La double fécondation dans le Mais. Journ. de Bot., t. 15, S. 37—50.
— 1901 b. La double fécondation dans le *Najas maior.* Journ. de Bot., t. 15, S. 205—213, 15 Fig.
— 1901 c. Double fécondation chez les Rénonculacées. Journ. de Bot., t. 15, S. 394 bis 408, 16 Fig.
— 1901 d. Sur la double fécondation chez les Solanées et les Gentianées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 133, S. 1268—1272.
— 1902 a. La double fécondation chez les Solanées. Journ. de Bot., t. 16, S. 145 bis 167, 45 Fig.
— 1902 b. La double fécondation chez les Crucifères. Journ. de Bot., t. 16, S. 361 bis 368, 20 Fig.
— 1903. La formation et le développement de l'embryon chez *Hypecoum.* Journ. de Bot., t. 17, S. 33—44, 21 Fig.
— 1904. La double fécondation chez les Malvacées. Journ. de Bot., t. 18, S. 296 bis 308, 16 Fig.
— 1915 a. Sur la formation du pollen. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 160, S. 428—433.
— 1915 b. Nouvelles observations sur la formation du pollen chez certaines Monocotylédones. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 161, S. 623—625.
Guilliermond, A. 1900. Etude sur le développement et la structure de l'*Oidium lactis.* Rev. génér. Bot., t. 12, p. 465—479, 10 Fig.
— 1901. Recherches histologiques sur la sporulation des Schizosaccharomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 133, S. 242—244.
— 1902. Recherches cytologiques sur les levures et quelques moisissures à formes levures. Thèse Paris, 289 S., 12 Taf., 8 Fig.
— 1903 a. Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes et recherches sur les corpuscules métachromatiques des Champignons. Annal. mycol., vol. 1, S. 201 bis 215, Taf. 6—7.
— 1903 b. Recherches cytologiques sur les levures. Rev. génér. Bot., t. 15, S. 49—66, 104—124, 166—185, Taf. 1—9, 7 Fig.
— 1904 a. Sur le noyau de la levure. Annal. mycol., Bd. 2, S. 184—189, 1 Fig.
— 1904 b. Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes. Rev. génér. Bot., t. 16, S. 49—65, Taf. 8—9, 3 Fig.
— 1904 c. Recherches sur la karyokinèse chez les Ascomycètes. Rev. génér. Bot., t. 16, S. 129—143, Taf. 14—15.
— 1905 a. Remarques sur la Karyokinèse des Ascomycètes. Annal. mycol., Bd. 3, S. 344—361, Taf. 10—12.
— 1905 b. Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 141, S. 427—429.
— 1905 c. Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les levures. Rev. génér. Bot., t. 17, S. 337—376, Taf. 6—9.
— 1905 d. Sur le nombre des chromosomes chez les Ascomycètes. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 58, S. 273—275.
— 1905 e. L'appareil chromidial des Cyanophycées et sa division. C. R. Soc. Biol., t. 59, S. 639—641.
— 1905 f. Sur les grains de sécretion des Cyanophycées. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 59, S. 641—642.
— 1906 a. Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. Bull. Inst. Pasteur, t. 4, Sep. 14 S., 8 Fig.
— 1906 b. Contribution à l'étude cytologique des bactéries. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 142, S. 1285—1287.
— 1907 a. Quelques remarques sur la structure des bacilles endosporés. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 62, S. 78—80, 16 Fig.
— 1907 b. Nouvelles recherches sur la cytologie des graines des Graminées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 145, S. 272—274.

GUILLIERMOND, A. 1907 c. Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Rev. génér. Bot., t. 18, S. 392—408, 447—465, Taf. 9—13.
— 1908 a. Recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques Graminées et contribution à l'étude des graines d'aleurone. Archiv. anat. microsc., t. 10, S. 141—226, Taf. 4—7, 13 Fig.
— 1908 b. Contribution à l'étude cytologique des Bacilles endosporés. Archiv f. Protistkd., Bd. 12, S. 9—43, Taf. 2—4, 5 Fig.
— 1908 c. La question de la sexualité chez les Ascomycètes. Rev. génér. Bot., t. 20, S. 32—39, 85—89, 111—120, 178—182, 298—305, 322—344, 354—378, 86 Fig.
— 1908 d. Contribution à l'étude cytologique des *Endomyces: Saccharomycopsis capsularis* et *Endomyces fibuliger.* C. R. Ac. Sc. Paris, t. 147, S. 1324—1326.
— 1909 a. Remarques sur l'évolution nucléaire et les mitoses de l'asque chez les Ascomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 149, S. 350—352.
— 1909 b. Sur la reproduction sexuelle de l'*Endomyces Magnusii* LUDWIG. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 148, S. 941—943.
— 1909 c. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Endomycétées. Rev. génér. Bot., t. 21, S. 353—401, Taf. 12—19, 33 Fig.
— 1909 d. Observations sur la cytologie d'un Bacille. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 67, S. 102—103, 7 Fig.
— 1910 a. Remarques critiques sur différentes publications parues récemment sur la cytologie des levûres et quelques observations nouvelles sur la structure de ces champignons. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 26, S. 577—589, 6 Fig.
— 1910 b. Nouvelles observations sur la cytologie des levures. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 150, S. 835—838.
— 1910 c. A propos de la structure des Bacilles endosporés. Réponse à M. E. MENCL. Archiv f. Prosistkd., Bd. 19, S. 6—18.
— 1911 a. Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes. Rev. génér. Bot., t. 23, S. 89—120, Taf. 4—5, 8 Fig.
— 1911 b. Sur la réproduction de *Debaryomyces globosus* et sur quelques phénomènes de rétrogradation de la sexualité observés chez les levures. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, S. 448—450.
— 1912. Nouvelles observations sur la sexualité des levures. Archiv f. Protistkd., Bd. 28, S. 52—77, Taf. 6—9.
— 1913. Les progrès de la cytologie des Champignons. Progr. rei bot., Bd. 4, S. 389—542, 82 Fig.
— 1914. Monographie des levures rapportées d'Afrique occidentale par la mission CHEVALIER. Ann. sc. nat. Sér. IX Bot., t. 19, S. 1—32, Taf. 1—5, 2 Fig.
— 1917. Sur la division nucléaire des levures. Ann. Instit. Pasteur, t. 31, S. 107 bis 113, Taf. 4.
— 1918. Nouvelle espèce de levures à conjugaison hétérogamique. Bull. Soc. Mycol. France, t. 34, Sep. 16 S., Taf. 4—7.
— 1919 a. Haben die Bakterien einen Kern? Mikrokosmos 1919/20, S. 53—58, 82—87, 7 Fig.
— 1919 b. Sur une nouvelle levure à copulation hétérogamique. C. R. Soc. Biol, Paris, t. 82, S. 466—470, 23 Fig.
— u. PÉJU, G. 1919. Sur un nouvel champignon présentant des caractères intermédiaires entre les levures et les *Endomyces.* C. R. Soc. Biol. Paris, t. 82, S. 1343 bis 1346, 6 Fig.
GURWITSCH, A. 1904. Morphologie und Biologie der Zelle. 437 S., 239 Fig., Jena.
— 1908. Kritisches Referat über: M. HEIDENHAIN, Plasma und Zelle. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 515—523.
v. GUTTENBERG, H. 1905. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig, 70 S., 4 Taf.
— 1909. Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46, S. 453—477, Taf. 13—14.
HAASE-BESSELL, G. 1910 a. Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis.* Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkd., Bd. 5, S. 167—168.
— 1910 b. Studien über *Euglena sanguinea.* Archiv f. Protistkd., Bd. 20, S. 47 bis 59, Taf. 4—6.
— 1914. Zur ERIKSSONschen Mycoplasmatheorie. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 393—403, Taf. 9.
— 1916. *Digitalis*-Studien I. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 16, S. 293—314, Taf. 1—4, 6 Fig.

HAASE-BESSELL, G. 1921. *Digitalis*-Studien II. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 1—26, Taf. 1.

HABERLANDT, G. 1887. Über die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. 135 S., 2 Taf. Jena.

— 1889. Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl., Bd. 98, Abt. I, S. 190—198, 1 Taf.

— 1890. Zur Kenntnis der Conjugation bei *Spirogyra*. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl., Bd. 99, Abt. I, S. 390—400, 1 Taf.

— 1896. Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl., 550 S., 235 Fig. Leipzig.

— 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 318 bis 345, 7 Fig.

— 1914a. Zur Physiologie der Zellteilung. 2. Mittlg. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 1096—1111, 3 Fig.

— 1914b. Zur Entwicklungsphysiologie der Rhizoiden. Sitz-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 384—401, Taf. 2.

— 1918a. Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl., 670 S., 295 Fig.

— 1918b. Mikroskopische Untersuchungen über Zellwandverdauung. Beitr. z. allgem. Bot., Bd. 1, S. 501—534, Taf. 13.

— 1919. Zur Physiologie der Zellteilung. 3. Mittlg. Über Zellteilungen nach Plasmolyse. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 322—348, 8 Fig. 4. Mittlg. Über Zellteilungen in *Elodea*-Blättern nach Plasmolyse. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 721—733, 4 Fig.

— 1920. Zur Physiologie der Zellteilung. 5. Mittlg. Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 323—338, 4 Fig.

— 1921a. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Bot., Bd. 2, S. 1—53, 12 Fig.

— 1921b. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 695—725, 10 Fig.

— 1921c. Die Entwickelungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 861—881, 10 Fig.

— 1922. Die Entwickelungserregung der parthenogenetischen Eizellen von *Marsilia Drummondii* A. BR. nach Präparaten EDUARD STRASBURGERS. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 4—16, 7 Fig.

HABERMEHL, 1919. Die mechanischen Ursachen für die regelmäßige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Diss. München. Techn. Hochsch., 48 S., 12 Fig.

HAECKEL, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. I. Bd. Allgemeine Anatomie der Organismen. XXXI u. 574 S., 2 Taf. Berlin.

HAECKER, V. 1895a. Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, S. 200—273, Taf. 14—17.

— 1895b. Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, S. 579—617, Taf. 28—30.

— 1895c. The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by botanists. Ann. of Bot., vol. 9, S. 95—101.

— 1897. Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biol. Centralbl., Bd. 17, S. 689—705, 721—745, 36 Fig.

— 1898. Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. d. D. Zool. Ges., S. 94—119, 13 Fig.

— 1899. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. 260 S., 137 Fig.

— 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. 17, S. 9—20, 16 Fig.

— 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 37, S. 297—400, Taf. 17—20, 16 Fig.

— 1904a. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. (Festschrift WEISMANN). Suppl. VII, S. 161—260, Taf. 12.

— 1904b. Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe. Zool. Anz., Bd. 28, S. 38—42.

— 1904c. Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. Einige Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 787—797, 11 Fig.

HAECKER, V. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. und Fortschr. d. Zoologie, Bd. 1, S. 1—136, 43 Fig.
— 1910. Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 3, S. 181—200, 5 Fig.
— 1912. Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl., 405 S., 1 Titelbild, 4 Taf., 133 Fig. Braunschweig.
— 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. 344 S., 181 Fig.
— 1920. Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der MENDELforschung. PFLÜGERS Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 181, S. 149—168.
— 1921. Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl., 444 S., 1 Taf., 149 Fig. Braunschweig.
HAENICKE, A. 1916. Vererbungsphysiologische Untersuchungen an Arten von *Penicillium* und *Aspergillus*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 225—343, Taf. 2, 11 Fig.
HÄUSER, R. 1916. Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen. Beitr. z. allg. Bot., Bd. 1, S. 115—149, 39 Fig.
HAGEDOORN, A. L. 1911. Autokatalytical substances the determinants for the inheritance characters. A biomechanical theory of inheritance and evolution. ROUX' Vorträge u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Organismen, Heft 12, 35 S.
HAGUE, St. M. 1911. A morphological study of *Diospyros virginiana*. Bot. Gaz., vol. 52, S. 34—44, Taf. 1—3.
HAIG, H. 1910. The plant cell: its modification and vital processes. 207 S., 5 Taf., 115 Fig. London.
HÅKANSSON, A. 1921. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. Botan. Notiser, S. 189—220, 257—268, 50 Fig.
HALDANE, I. B. S. 1919. The combination of linkage values, and the calculation of distances between the loci of linked factors. Journ. of Genetics, vol. 8, S. 299 bis 309, 1 Fig.
HALL, J. G. 1902. An embryological study of *Limnocharis emarginata*. Bot. Gaz., vol. 33, S. 214—219, Taf. 9.
HALSTEDT, B. D. 1887. Three nuclei in pollen grains. Bot. Gaz., vol. 12, S. 285 bis 288. Taf. 16.
HAMBURGER, CL. 1905. Zur Kenntnis der *Dunaliella salina* und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 6, S. 111—130, Taf. 6, 7 Fig.
— 1911. Studien über *Euglena Ehrenbergii*, insbesondere über die Körperhülle. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. d. Wiss. Mathem. naturw. Kl., 4 Abh., 22 S., 1 Taf.
HAMMOND, H. S. 1908. The embryology of *Oxalis corniculata*. Ohio Natural., vol. 8, S. 261—264, Taf. 18.
HANCE, T. 1915. Pollen development and degeneration in *Zebrina pendula*, with special reference to the chromosomes. Bull. Torrey botan. Club, vol. 42, S. 63 bis 70, Taf. 3—5.
— 1918. Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* DE VRIES. Genetics, vol. 3, S. 225—275, 7 Taf., 5 Fig.
HANNIG, E. 1911a. Über die Bedeutung der Periplasmodien I—III. Flora, Bd. 102, S. 209—278, 335—382, Taf. 13—14 u. 24, 3 Fig.
— 1911b. Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, Bd. 103, S. 321 bis 346, 8 Fig.
v. HANSEMANN, D. 1904. Über Kernteilungsfiguren in bösartigen Geschwülsten. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 189—192.
— 1905. Einige Bemerkungen über die angeblich heterotypen Zellteilungen in bösartigen Geschwülsten. Biol. Centralbl., Bd. 25, S. 151—156.
HANSEN, A. 1881. Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abh. SENCKENBERG. Naturf. Gesellschaft, Bd. 12, S. 147—198, 9 Taf.
— 1897. Zur Geschichte und Kritik des Zellenbegriffes in der Botanik. Gießen. 58 S., 1 Taf.
— 1898. Die Energidenlehre von SACHS. Biol. Centralbl., Bd. 18, S. 725—736.
HANSEN, E. CHR. 1881. Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques. Medd. fra CARLSBERG Labor., Heft 3, S. 159—184, 3 Fig. Kjøbnhavn.
— 1891. Sur la germination des spores chez les *Saccharomyces*. C. R. trav. Labor. CARLSBERG, vol. 3, S. 44—66, 9 Fig.

HANSGIRG, A. 1885. Ein Beitrag zur Kenntnis von der Verbreitung der Chromatophoren und Zellkerne bei den Schizophyceen (Phycochromaceen). Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 3, S. 14—22, Taf. 3.

HANSTEEN-CRANNER, B. 1919. Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 380—391, Taf. 3—4.

v. HANSTEIN, J. 1870. Über die Bewegungserscheinungen des Zellkerns in ihren Beziehungen zum Protoplasma. V. M. Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilkd., S. 217—233.

— 1879. Über die Gestaltungsvorgänge in den Zellkernen bei der Zellteilung. Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilkd., S. 145—165.

— 1880. Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Bot. Abhandl., Bd. 4, Heft 2, 56 S., 10 Taf. Bonn.

HARDY, W. B. 1913. Note on difference in electrical potential within the living cell. Journ. Physiol., vol. 47, S. 108—111.

HARPER, R. A. 1895a. Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 13, S. (67)—(78), Taf. 27.

— 1895b. Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 13, S. 475—481, Taf. 39.

— 1896. Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29, S. 655—685, Taf. 11—12.

— 1897. Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 249—284, Taf. 11—12.

— 1898. Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Transact. Wiscons. Scienc., Arts and Letters, vol. 12, S. 475—498. Taf. 8—9.

— 1899. Cell-division in sporangia and asci. Ann. of Bot., vol. 13, S. 467—525, Taf. 24—26.

— 1900a. Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. Ann. of Bot., vol. 14, S. 321—400, Taf. 19—21.

— 1900b. Cell and nuclear division in *Fuligo varians*. Bot. Gaz., vol. 30, S. 217—251, Taf. 14.

— 1902. Binucleate cells in certain *Hymenomycetes*. Bot. Gaz., vol. 33, S. 1—23, Taf. 1.

— 1905. Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain mildews. Publ. Carnegie Inst. Washington Nr. 37, 92 S., 7 Taf.

— 1910. Nuclear phenomena of sexual reproduction in Fungi. Americ. Natural., vol. 44, S. 533—546.

— 1912. Some current conceptions of the germ plasm. Science N. Ser., vol. 35, S. 909—923.

— 1914. Cleavage in *Didymium melanospermum* (PERS.) MACBR. Americ. Journ. of Bot., vol. 1, S. 127—144, Taf. 11—12.

— 1919. The structure of protoplasm. Amer. Journ. of Bot., vol. 6, S. 273—300.

— 1920. Inheritance of sugar and starch characters in Corn. Bull. Torrey bot. Club, vol. 47, S. 137—186, Taf. 3—5.

— u. DODGE, B. O. 1914. The formation of the capillitium in certain Myxomycetes. Ann. of Bot., vol. 28, S. 1—18, Taf. 1—2.

HARTMANN, M. 1904. Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 18—32, 33—61, 8 Fig.

— 1909a. Polyenergide Kerne. Biol. Centralbl., Bd. 29, S. 481—487, 491—506, 12 Fig.

— 1909b. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. 72 S., 27 Fig. Jena.

— 1911. Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. 54 S., 13 Fig. Jena.

— 1914. Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. D. Zool. Ges. 24. Jahresvers. Freiburg. S. 15—50, 13 Fig.

— 1915. Mikrobiologie. Allgemeine Biologie der Protisten. Kultur der Gegenwart, III. Teil, IV. Abt., S. 283—301, 5 Fig.

— 1916. Die Kernteilung von *Chlorogonium elongatum* DANG. V. M. Sitz-Ber. naturforsch. Freunde. Berlin. S. 347—351. 8 Fig.

— 1918a. Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Naturwissensch., S. 349—355, 368—373, 9 Fig.

HARTMANN, M. 1918b. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phytomonadinen *(Volvocales).* Programm d. Untersuch. u. I. Mittlg. Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* DANGEARD. Archiv f. Protistenkd., Bd. 39, S. 1—33, Taf. 1—3, 2 Fig.

— 1918c. Desgleichen II. Mittlg. Über die dauernde, rein agame Züchtung von *Eudorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 760—776, 2 Fig.

— 1918d. Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (*Chlamydomonas, Phycomyces,* Honigbiene). Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 20, S. 1—26.

— 1921. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen *(Volvocales).* III. Mittlg. Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans,* experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Archiv f. Protistenkde. Bd. 43, S. 223—286, Taf. 1—2, 7 Fig.

— u. CHAGAS, C. 1910. Flagellaten-Studien. Mem. d. Instituto OSWALDO CRUZ. Bd. 3, S. 64—124, Taf. 4—9, 15 Fig.

HARTMANN, O. 1914. Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* und seine Bedeutung für Variation und Periodicität. Archiv f. Zellforsch., Bd. 14, S. 373—406, Taf. 19—22.

— 1918. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß höherer Temperatur auf Morphologie und Cytologie der Algen. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 44, S. 590 bis 642, Taf. 16—18, 2 Fig.

— 1919a. Über die experimentelle Beeinflussung der Größe pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur. Archiv f. Zellforsch., Bd. 15, S. 160—176, Taf. 7, 10 Fig.

— 1919b. Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände (Zellphysiologische Experimente an Pflanzen). Archiv f. Zellforsch., Bd. 15, S. 177—248, Taf. 8—12, 4 Fig., 5 Kurven.

HARTOG, M. 1889. Recherches sur la structure des Saprolegniées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 108, S. 687—689.

— 1891. Some problems of reproduction: a comparative study of gametogeny, and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quart. Journ. micr. Sc. N. Ser., vol. 33, S. 1—79, 10 Fig.

— 1895. On the cytology of the vegetative and reproductive organs of the *Saprolegnieae.* Transact. Royal Irish Acad., vol. 30, S. 649—708. Taf. 28—29, 5 Fig.

— 1896. The cytology of *Saprolegnia.* Ann. of Bot., vol. 10, S. 98—100.

— 1898. Reduktionsteilung und die Funktion des Chromatins. Biol. Centralbl., Bd. 28, S. 837—843.

— 1899. The alleged fertilization in the *Saprolegnieae.* Ann. of Bot., vol. 13, S. 447—459.

— 1905. The dual force of the dividing cell. Pt. I. The achromatic spindle figure illustrated by magnetic chains of force. Proc. Roy. Soc. London, vol. 76, Ser. B., S. 548—567, Taf. 9—11. (Übers. d. Rés. in Biol. Centralbl., Bd. 25, S. 387—391).

— 1907. The dual force of the dividing cell. Science Progress, vol. 2, S. 326 bis 348, 10 Fig.

— 1910. Une force nouvelle: le mitokinétisme. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 151, S. 160—163, 3 Fig.

HARVEY, E. B. 1916. A review of the chromosome numbers in the Metazoa, pt. I. Journ. Morphol., vol. 28, S. 1—63.

— 1920. Desgleichen. pt. II. Journ. Morphol., vol. 34, S. 1—68.

HASSENKAMP, A. 1902. Über die Entwickelung der Cystocarpien bei einigen Florideen. Bot. Ztg., Bd. 60, I. Abt. S. 65—86, Taf. 2, 12 Fig.

HAUPT, A. W. 1920. Life history of *Fossombronia cristula.* Bot. Gaz., vol. 69, S. 318—331, Taf. 14—19, 1 Fig.

HAUPTFLEISCH, P. 1892a. Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 24, S. 173—234.

— 1892b. Die Fruchtentwicklung der Gattungen *Chylocladia, Champia* und *Lomentaria.* Flora, Bd. 75, S. 307—367, Taf. 7—8.

HAYES, H. K. u. EAST, E. M. Further experiments on inheritance in maize. Bull. Connecticut agr. Exp. Stat., No. 188, 31 S., 7 Taf.

HEATLEY, M. 1916. A study of the life history of *Trillium cernuum* L. Bot. Gaz., vol. 61, S. 425—429, Taf. 27.
HEGELMAIER, F. 1878. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monokotyledonen. 211 S., 9 Taf. Stuttgart.
— 1880 a. Zur Embryogenie und Endospermentwicklung von *Lupinus*. Bot. Ztg., Sp. 65—73, 81—91, 97—104, 121—137, 145—151, Taf. 1—2.
— 1880 b. Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dicotyledonen-Keimträger. Bot. Ztg., Bd. 38, Sp. 497—506, 513—522.
— 1885. Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. Nova Acta LEOP. CAROL. Akad. der Naturf., Bd. 1, S. 1—104, Taf. 1—5.
— 1897. Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. Bot. Ztg., Bd. 55, I. Abt., S. 133—140, Taf. 3.
HEGLER, R. 1895. Über Kernteilungserscheinungen. Bot. Centralbl., Bd. 64, S. 203—204.
— 1901. Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, S. 229—354, Taf. 5—6, 5 Fig.
HEIDENHAIN, M. 1892. Über Kern und Protoplasma. Festschr. A. v. KÖLLIKER zur Feier seines 50jähr. Doctor-Jubiläums. Leipzig. S. 109—166, Taf. 9—11.
— 1899. SCHLEIDEN, SCHWANN und die Gewebelehre. Sitz-Ber. physik.-med. Ges. Würzburg. Sep. 20 S.
— 1907. Plasma und Zelle, I. Eine allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Lief. 1, S. 1—506, 1 Taf., Fig. 1—276.
— 1911. Plasma und Zelle, I. usw. Lief. 2, S. 507—1110, Fig. 277—671.
HEIDINGER, W. 1908. Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26, S. 313—363, Taf. 19, 18 Fig.
HEILBORN, O. 1918. Zur Embryologie und Zytologie einiger *Carex*-Arten. Svensk bot. Tidskr., Bd. 12, S. 212—220, 14 Fig.
HEIMANN-WINAWER, P. 1919. Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale* L. Diss. Zürich, 64 S., 2 Taf., 11 Fig.
HEINE, H. 1885. Über die physiologische Function der Stärkescheide. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 3, S. 189—194.
HEINE, L. 1886. Die Mikrochemie der Mitose, zugleich eine Kritik mikrochemischer Methoden. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 21, S. 494—506.
HEINRICHER, E. 1883. Zur Kenntnis der Algengattung *Sphaeroplea*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 1, S. 433—450, Taf. 12.
— 1888. Beeinflußt das Licht die Organanlage am Farnembryo? Mitt. a. d. Bot. Institut Graz, S. 239—253, 3 Fig.
— 1892. Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. I. Mitt. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Bd. 101, S. 423—477, 2 Taf., 2 Fig.
— 1896. Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 7, S. 315—405, Taf. 5—11.
— 1900. Über die Arten des Vorkommens von Eiweißkrystallen bei *Lathraea* und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, S. 28—47.
HEINSEN, E. 1894. Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von *Selaginella*. Flora, Bd. 78, S. 466—496, Taf. 16, 1 Fig.
HENCKEL, A. 1906. Einige Bemerkungen zur Histologie der Mucoraceen. Scripta bot. Horti Petropol. Fasc. 23, S. 124—132, 6 Fig. (Russisch m. deutschem Rés.).
HENNEBERG, W. 1915. Über den Kern und über die bei der Kernfärbung sich mitfärbenden Inhaltskörper der Hefezellen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 44, S. 1—57, 21 Fig.
HERBST, C. 1909. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mittlg. Archiv f. Entwickl.-Mech., Bd. 27, S. 266—308, Taf. 7—10.
— 1914. Vererbungsstudien. X. Die größere Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern. Archiv f. Entwickl.-Mech., Bd. 39, S. 617—650, Taf. 28, 13 Fig.
HERIBERT-NILSSON, N. 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Univers. Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 12, Nr. 1, 132 S., 17 Fig.
— 1916. Eine MENDELsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 34, S. 870—880, 2 Fig.
— 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Univers. Årsskrift N. F. Avd. 2, Bd. 14, Nr. 28, 145 S., 65 Fig.

HERLA, V. 1893. Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. d. Biol., t. 13, S. 423—520, Taf. 15—19.
HERMS, W. B. 1907. Contribution to the life history of *Asimina triloba*. Ohio Natur., vol. 7, S. 211—217, Taf. 15—16.
HERRIG, FR. 1919. Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 450—453.
HERTWIG, G. 1913. Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, S. 87—127, Taf. 6—7, 6 Fig.
— 1920. Das Schicksal des väterlichen Chromatins im Kreuzungs-Experiment Archiv f. mikr. Anat. Festschr. O. HERTWIG, S. 288—302, 1 Fig.
— 1921a. Das Sexualitätsproblem. Biolog. Centralbl., Bd. 41, S. 49—87.
— 1921b. Die Entfaltung der Erbanlagen. (Referat über Vortrag Berlin.) Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 257—258.
— u. HERTWIG, P. 1914. Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. II, S. 49—88, Taf. 5.
— — 1920. Triploide Froschlarven. Archiv f. mikr. Anat., Festschr. O. HERTWIG, S. 34—54, Taf. 3.
HERTWIG, O. 1875. Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb., Bd. 1, S. 347—434, Taf. 10—13.
— 1884. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 18, S. 276—318.
— 1909. Der Kampf um Kernfragen der Entwickelungs- und Vererbungslehre. 122 S., Jena.
— 1912. Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen. Scientia, Bd. 12, S. 364—383.
— 1918. Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie als Abschluß eigener Forschung. 168 S., 25 Fig. Bonn.
HERTWIG, P. 1916. Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen *Triton*- und Fischembryonen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. II, S. 63—122, Taf. 6—8.
— 1920. Haploide und diploide Parthenogenese. Biolog. Centralbl., Bd. 40, S. 145—174.
HERTWIG, R. 1896. Über die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. Festschr. z. 70. Geburtstag GEGENBAURS, Bd. 2, S. 21—86, Taf. 1—3. Leipzig.
— 1902a. Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 1, S. 1—40.
— 1902b. Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsber. math.-nat. Kl. Akad. d. Wiss. München, Bd. 32, S. 57—73.
— 1903a. Über Correlation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biolog. Centralbl., Bd. 23, S. 49—62, 108—119.
— 1903b. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. 24 S. München.
— 1907. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. Ges. f. Morpholog. u. Physiolog. München. Sep. 22 S.
— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 1—32.
VAN HERWERDEN, M. A. 1913. Über die Nucleasewirkung auf tierische Zellen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 10, S. 431—449, 14 Fig.
— 1917. Über das Volutin und seine chemische Zusammensetzung. Folia microbiologica, Teil 5, Abt. 1, 12 S.
HERZFELDER, H. 1921. Experimente an Sporophyten von *Funaria hygrometrica*. Flora, Bd. 114, S. 385—393, 3 Fig.
HEUSER, E. 1884. Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Centralbl., Bd. 17, S. 27—32, 57—59, 85—95, 117—128, 154—157, Taf. 1—2.
HEUSSER, C. 1919. Over de voortplantingsorganen van *Hevea brasiliensis* MÜLL. Archief voor de Rubbercultuur, Bd. 3, No. 11, 60 S., 5 Taf.
HEUSSER, K. 1915. Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* SPR. (= *Loroglossum hircinum* RICH.) Beihefte bot. Centralbl., Bd. 32, I. Abt., S. 218—277, 29 Fig.
HIERONYMUS, G. 1892a. Über *Dicranochaete reniformis* HIERON., eine neue Protococcacee des Süßwassers. COHNS Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 5, S. 351—372, Taf. 11—12.

HIERONYMUS, G. 1892b. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. COHNS Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 5, S. 461—495, Taf. 17—18.
— 1893. Über die Organisation der Phycochromaceen-Zellen. Herrn Prof. Dr. E. ZACHARIAS zur Erwiderung. Bot. Ztg., Bd. 51, I. Abt., S. 73—80.
HILL, T. G. 1900. The structure and development of *Triglochin maritimum L.* Ann. of Bot., vol. 14, S. 83—107, Taf. 6—7.
HIMMELBAUR, W. 1912. Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum* O. u. D. Jahrbüch. Hamburg. wiss. Anstalt Bd. 29, 3. Beiheft, S. 149—245, 69 Fig.
HINZE, G. 1901. Über den Bau der Zellen von *Beggiatoa mirabilis* COHN. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 369—374, Taf. 18.
— 1903. *Thiophysa volutans*, ein neues Schwefelbakterium. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21, S. 309—316, Taf. 15.
— 1913. Beiträge zur Kenntnis der farblosen Schwefelbakterien. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 31, S. 189—202, Taf. 9.
HIRASÉ, S. 1894. Notes on the attraction-spheres in the pollen-cells of *Gingko biloba.* Bot. Magaz. Tokyo, vol. 8, S. (359)—(360), 1 Fig.
— 1895. Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du *Gingko biloba.* Journ. of the College of scienc. Univ. Tokyo, vol. 8, S. 307—322, Taf. 31—32.
— 1897. Etudes sur la fécondation et l'embryologie du *Gingko biloba.* pt. II. Journ. of the College of scienc. Univ. Tokyo, Bd. 12, S. 103—149, Taf. 7—9.
HIRMER, M. 1920. Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten. I. Zeitschr. f. Bot., Bd. 12, S. 657—674, Taf. 5, 10 Fig.
HIRSCHBRUCH, A. 1902a. Die Fortpflanzung der Hefen I. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 9, S. 465—473, 513—520, 1 Taf.
— 1902b. Die Fortpflanzung der Hefezelle II. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 9, S. 737—743, 1 Taf.
HÖBER, R. 1914. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl., 808 S., 75 Fig. Leipzig u. Berlin.
HÖLLING, A. 1910. Die Kernverhältnisse von *Fusiformis termitidis.* Archiv f. Protistkd., Bd. 19, S. 239—245, Taf. 15.
— 1911. Vergleichende Untersuchungen über Spirochaeten uud Spirillen. Archiv f. Protistkd., Bd. 23, S. 101—125, Taf. 5—8.
HOF, A. C. 1898. Histologische Studien an Vegetationspunkten. (Diss. Bonn.) Bot. Centralbl., Bd. 76, S. 65—69, 113—118, 166—171, 221—226, Taf. 3—4.
HOFENEDER, H. 1913. Über eine neue koloniebildende Chrysomonadine. Archiv f. Protistkd., Bd. 29, S. 293—307, Taf. 10, 3 Fig.
HOFER, B. 1890. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 24, S. 105—176, Taf. 4—5.
HOFFMANN, A. W. H. 1912. Zur Entwicklungsgeschichte von *Endophyllum Sempervivi.* Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 32, S. 137—158, 2 Taf., 14 Fig.
HOFFMEISTER, C. 1900. Zum Nachweis des Zellkernes von *Saccharomyces.* Sitzungsber. Deutsch. naturw. med. Ver. f. Böhmen „Lotos" in Prag. N. F., Bd. 20, No. 9, 13 S., Taf. 3.
HOFMEISTER, FR. 1901. Die chemische Organisation der Zelle. 29 S. Braunschweig.
HOFMEISTER, W. 1848. Über die Entwicklung des Pollens. Bot. Ztg., Bd. 6, Sp. 425 bis 434, 649—658, 670—674, Taf. 4 u. 6.
— 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. 89 S., 14 Taf. Leipzig.
— 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farne, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. 179 S., 33 Taf. Leipzig.
— 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 1, S. 82—188, Taf. 7—10.
— 1861. Neue Beiträge zur Erkenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. Abh. k. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 7, S. 629—760, 25 Taf.
— 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Handbuch der physiolog. Bot., Bd. I, I. Abt., S. 1—404, 58 Fig. Leipzig.
— 1868. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. d. physiol. Bot., Bd. I, II. Abt., S. 405—664, 134 Fig. Leipzig.
HOGBEN, L. 1920. The problem of synapsis. Journ. Roy. Microsc. Soc., S. 269—276.
HOLDEN, H. S. 1912. Some wound reactions in Filicinean petioles. Ann. of Bot., vol. 26, S. 777—793, Taf. 73—74, 1 Fig.

HOLDEN, R. J. u. HARPER, R. A. 1903. Nuclear divisions and nuclear fusion in *Coleosporium Sonchi-arvensis*. Transact. Wisconsin Ac. of Scienc., Arts and Letters, t. 14, S. 63—82, Taf. 1—2.

HOLFERTY, G. M. 1901. Ovule and embryo of *Potamogeton natans*. Bot. Gaz., vol. 31, S. 339—346, Taf. 2—3, 1 Fig.

— 1904. The archegonium of *Mnium cuspidatum*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 106—126, Taf. 5—6.

HOLLOWAY, J. E. 1918. Prothallus and young plant of *Tmesipteris*. Transact. a. Proceed. New Zealand Inst., vol. 50, S. 1—44, Taf. 1—3, 92 Fig.

HOLMGREN, J. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. Svensk bot. Tidskr., vol. 7, S. 58—77, Taf. 1, 19 Fig.

— 1915. Die Entwicklung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria*. Svensk. bot. Tidskr., vol. 9, S. 171—183, 11 Fig.

— 1916. Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. V. M. Svensk bot. Tidskr., Bd. 10, S. 263—268, 10 Fig.

— 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 59, No. 7, 118 S., 24 Fig.

HOLTERMANN, C. 1898. Mycologische Untersuchungen aus den Tropen. 122 S., 12 Taf. Berlin.

HONING, J. A. 1916. Variability of segregation in the hybrid. Proceed. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, vol. 19, Sep. 12 S.

VAN HOOK, J. M. 1900. Notes on the division of the cell and nucleus in Liverworts. Bot. Gaz., vol. 30, S. 394—399, Taf. 23.

HORN, L. 1904. Experimentelle Entwickelungsänderungen bei *Achlya polyandra* DE BARY. Annal. mycolog., vol. 2, S. 207—241, 21 Fig.

HORNE, A. S. 1909. The structure and affinities of *Davidia involucrata*. Transact. Linn. Soc., vol. 7 Bot., S. 303—326, Taf. 31—33, 8 Fig.

— 1911 a. Somatic nuclear division in *Spongospora Solani* (BRUNCH.). Rep. brit. Ass. Adv. Sc. Portsmouth, vol. 80, S. 572—573.

— 1911 b. Preliminary note on *Spongospora Solani* BRUNCH. Ann. of Bot., vol. 25, S. 272—273.

HOTTES, CH. F. 1901. Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Diss. Bonn, 56 S., 1 Taf., 3 Fig.

HOTTINGER, R. 1915. Beitrag zur Theorie der Färbung nach GRAM. Kolloidchemisch-optische Gesichtspunkte. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 76, S. 367—384.

HOUARD, C. 1906 a. Modifications histologiques produites par le Copium dans les fleurs des *Teucrium*. Marcellia, vol. 5, S. 83—101, 27 Fig.

— 1906 b. Sur une coléoptérocécidie du Maroc. Marcellia, vol. 5, S. 32.

— 1906 c. Sur les caractères histologiques d'une Cécidie de *Cissus discolor* produite par l'*Hétérodera radicicola* GREEFF. Assoc. franç. Adv. Sc. Lyon, S. 447—453, 7 Fig.

HOVASSE, R. 1920. Le nombre des chromosomes chez les têtards-parthénogénetiques de grenouille. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 170, S. 1211—1214.

HOWE, M. A. 1916. A note on the structural dimorphism of sexual and tetrasporic plants of *Galaxaura obtusata*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 43, S. 621—624.

D'HUBERT, E. 1896. Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. Sci. Nat. sér. VIII, Bot., t. 2, S. 37—128, Taf. 1—3, 66 Fig.

HUEPPE, F. 1886. Die Formen der Bakterien und ihre Beziehungen zu den Gattungen und Arten. 152 S., 24 Fig., Wiesbaden.

HUIE, L. H. 1895. On some protein crystalloids and their probable relation to the nutrition of the pollen-tube. Cellule, t. 11, S. 83—92, 1 Taf.

— 1896. Changes in the tentacle of *Drosera rotundifolia*, produced by feedings with egg-albumen. Ann. of Bot., vol. 10, S. 625—626.

— 1897. Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feeding with egg-albumen. Quart. Journ. micr. Sci. N. Ser., vol. 39, S. 387—426, Taf. 23 bis 24, 1 Fig.

— 1899. Further study of cytological changes produced in *Drosera*. Pt. II. Quart. Journ. micr. Sci. N. Ser., vol. 42, S. 203—222, Taf. 22.

HUMPHREY, H. B. 1906. The development of *Fossombronia longiseta* AUST. Ann. of Bot., vol. 20, S. 83—108, Taf. 5—6, 8 Fig.

HUMPHREY, J. E. 1893. The *Saprolegniaceae* of the United States, with notes on other species. Transact. Amer. Philosoph. Soc., vol. 17, pt. 3, S. 63—148, Taf. 14—20.

HUMPHREY, J. E. 1894. Nukleolen und Centrosomen. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12, S. 108—117, Taf. 6.
— 1895. On some constituents of the cell. Ann. of Bot., vol. 9, S. 561—579, Taf. 20.
— 1896. The development of the seed in the *Scitamineae*. Ann. of Bot., vol. 10, S. 1—40, Taf. 1—4.
HUMPHREY, L. E. 1914. A cytological study of the stamens of *Smilax herbacea*. Ohio Natur., vol. 15, S. 357—367, Taf. 16—17.
HUNZIKER, J. 1920. Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma* BL. Diss. Zürich, 76 S., 1 Taf., 58 Fig.
HURD, A. M. 1920. Effect of unilateral monochromatic light and group orientation on the polarity of germinating *Fucus* spores. Bot. Gaz., vol. 70, S. 25—50, 2 Fig.
HUS, H. T. A. 1904. Spindle-formation in the pollen-mother-cells of *Cassia tomentosa* L. Proc. Calif. Acad. of Sci. Ser. III, vol. 2, S. 329—354, Taf. 30—32.
HUSS, H. A. 1906. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden (Diss. Zürich). Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 20, I. Abt., S. 77—174, Taf. 4—9, 13 Fig.
— 1907. Morphologisch-physiologische Studien über zwei aromabildende Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 19, S. 50—70, 149—160, 5 Taf.
HUTCHINSON, A. H. 1914. The male gametophyte of *Abies*. Bot. Gaz., vol. 57, S. 148 bis 153, 15 Fig.
— 1915 a. On the male gametophyte of *Picea canadensis*. Bot. Gaz., vol. 59, S. 287—300, Taf. 15—19, 1 Fig.
— 1915 b. Fertilization in *Abies balsamea*. Bot. Gaz, vol. 60, S. 457—472, Taf. 16 bis 20, 1 Fig.
— 1917. Morphology of *Keteleeria Fortunei*. Bot. Gaz., vol. 63, S. 124—134, Taf. 7—8, 3 Fig.
HYDE, E. 1909. The reduction division in the anthers of *Hyacinthus orientalis*. Ohio Natur., vol. 9, S. 539—544, Taf. 32.
JACCARD, P. 1894. Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica* C. A. MEYER (Diss. Zürich). Bull. Soc. Vaudoise, vol. 30, S. 46—84, Taf. 3—10.
JACOBSON-PALEY, R. 1920 a. Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'*Arum maculatum* L. Bull. soc. bot. Genève, 2. sér., t. 12, S. 55—64.
— 1920 b. Etude sur la pollinisation et l'embryologie du *Sweertia longifolia* BOISS. Bull. soc. bot. Genève, 2. sér., t. 12, S. 65—86.
— 1920 c. Sur le suçoir de l'*Arisarum vulgare* TARG. TOZZ. et le rôle de la région chalazienne du sac embryonnaire. Bull. soc. bot. Genève, 2. sér., t. 12, S. 87—92.
— 1920 d. Le periplasmodium dans les anthères de *l'Arum maculatum*. Bull. soc. bot. Genève, 2. sér., t. 12, S. 306—318, 4 Fig.
JACOBSSON-STIASNY, E. 1914. Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. Sitz.-Ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 123, Abt. I, S. 467—603.
— 1916. Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechszehnkernigen Embryosäcken. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 1, Bd. 125, S. 593—732.
— 1918. Zur Embryologie der Aristolochiaceen. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 95, 13 S., 2 Taf., 3 Fig.
JAEGER, L. 1899. Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie von *Taxus baccata*. Flora, Bd. 86, S. 241—288, Taf. 15—19.
JAHN, E. 1901. Myxomycetenstudien. 1. *Dictydium umbilicatum* SCHRADER. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 97—114, Taf. 5.
— 1904. Myxomycetenstudien. 3. Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwärmern von *Stemonitis flaccida* LISTER. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 84 [illegible] 92, Taf. 6.
[illegible] Myxomycetenstudien. 6. Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen. [illegible] Bot. Ges., Bd. 25, S. 23—26.
[illegible] [illegible]mycetenstudien. 7. *Ceratiomyxa*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26 a, [illegible] Fig.
— [illegible] [illegible]nstudien. 8. Der Sexualakt. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. [illegible]
— 1919. [illegible] [illegible]lterserscheinungen eines Plasmodiums. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. [illegible] Fig.
JAHRMANN, FR. 19[illegible] [illegible] Epidermiswunden. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 37, S. 564—[illegible]

JAMESON, A. PR. 1914. A new Phytoflagellate (*Parapolytoma satura* n. g. n. sp.) and its method of nuclear division. Archiv f. Protistkd., Bd. 33, S. 21—44, Taf. 3, 1 Fig.
JANSE, J. M. 1897. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Annal. jard. Bot. Buitenzorg, vol. 14, S. 53—212, Taf. 5—15.
JANSSENS, FR. A. 1893. Beiträge zu der Frage über den Kern der Hefezelle. Centralbl. f. Bakt., Bd. 13, S. 639—642.
— 1903. A propos du noyau de la Levure. Cellule, t. 20, S. 337—349.
— 1909. La théorie de la chiasmatypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. Cellule, t. 25, S. 389—411, 2 Taf., 27 Fig.
— 1919a. A propos de la chiasmatypie et de la théorie de MORGAN. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 82, S. 917—920.
— 1919b. Une formule simple exprimant ce qui se passe en réalité lors de la „chiasmatypie“ dans les deux cinèses de maturation. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 82, S. 930—934, 3 Fig.
— u. DUMEZ, R. 1903. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pletedon cinereus*. Cellule, t. 20, S. 421—460, 5 Taf.
— u. LEBLANC, A. 1898. Recherches cytologiques sur la cellule de levure. Cellule, t. 14, S. 203—243, 2 Taf.
JEFFREY, E. C. 1896/97. The gametophyte of *Botrychium virginianum*. Transact. Canadian Institute, S. 265—294.
— u. CHRYSLER, M. S. 1907. The microgametophyte of the *Podocarpineae*. Amer. Natural., vol. 41, S. 355—364, 5 Fig.
JENNINGS, H. S. 1917. Modifying factors and multiple allelomorphs in relation to the results of selection. Amer. Natural., vol. 51, S. 301—306.
— 1918. Disproof of a certain type of theories of crossing over between chromosomes. Amer. Natural., vol. 52, S. 247—261.
JESENKO, F. 1913. Über Getreide-Speciesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 10, S. 311—326, 6 Fig.
IKEDA, T. 1902. Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in *Liliaceae*. I. *Tricyrtis hirta*. Bull. coll. agricult. Tokyo Imp. Univers., vol. 5, S. 41—72, Taf. 3—6.
IKENO, S. 1894. On the behaviour of the nuclei during the conjugation of *Zygnema*. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 8, S. (187)-(192), Taf. 5.
— 1898a. Zur Kenntnis des sog. centrosomähnlichen Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen. Flora, Bd. 85, S. 15—18.
— 1898b. Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, S. 557—602, Taf. 8—10, 2 Fig. sowie Journ. College of Science Imp. Univers. Tokyo, vol. 12, pt. 3, S. 151—214, Taf. 10—17.
— 1901a. Studien über die Sporenbildung bei *Taphrina Johansoni* SAD. Flora, Bd. 88, S. 229—237, Taf. 13.
— 1901b. Contribution à l'étude de la fécondation chez le *Gingko biloba*. Ann. Sc. Natur. Sér. VIII, Bot., t. 13, S. 305—318, Taf. 2—3.
— 1903a. La formation des anthérozoides chez les Hépatiques. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 136, S. 628—629.
— 1903b. Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 15, S. 65—88, Taf. 3, 1 Fig.
— 1903a. Die Sporenbildung von *Taphrina*-Arten. Flora, Bd. 92, S. 1—31, Taf. 1—3, 2 Fig.
— 1904. Blepharoplasten im Pflanzenreich. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 211—221. 3 Fig.
— 1905. Are the centrosomes in the antheridial cells of *Marchantia polymorpha* imaginary? Bot. Magaz. Tokyo, vol. 19, S. 111—113.
— 1906. Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. Flora, Bd. 96, S. 538—542.
— 1917. Studies on the hybrids of *Capsicum annuum*, pt. II. On some variegated races. Journ. of Genetics, vol. 6, S. 201—229, Taf. 8, 2 Fig.
ILKEWICZ, W. 1894. Über die Kerne der Milzbrandsporen. Centralbl. f. Bakt., Bd. 15, S. 261—267, 1 Fig.
JOHANNSEN, W. 1909. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 515 S., 31 Fig. Jena.
— 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl., 723 S., 33 Fig. Jena.

JOHNSON, D. S. 1900a. On the development of *Saururus cernuus* L. Bull. Torrey bot. Club, vol. 27, S. 365—372, Taf. 23.
— 1900b. On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida*. Bot. Gaz., vol. 30, S. 1—11, Taf. 1.
— 1902a. The development of the embryosac in *Piper* and *Heckeria*. JOHN HOPKINS Univ. Circ., vol. 21, S. 85—86.
— 1902b. On the development of certain *Piperaceae*. Bot. Gaz., vol. 34, S. 321 bis 340, Taf. 9—10.
— 1904. The development and relationship of *Monoclea*. Bot. Gaz., vol. 38, S. 185—205, Taf. 16—17.
— 1907. A new type of embryo-sac in *Peperomia*. JOHN HOPKINS Univ. Circ., Nr. 3, S. 19—21, Taf. 5—6.
— 1910. Studies in the development of the *Piperaceae*. I. The suppression and extension of sporogenous tissue in the flower of *Piper Betel* L. var. *monoicum*. C. D. C. Journ. exp. Zool., vol. 9, 715—749, 71 Fig.
— 1914a. Studies of the development of the *Piperaceae*. II. The structure and seed-development of *Peperomia hispidula*. Amer. Journ. of Bot., vol. 1, S. 323 bis 339, 357—397, Taf. 36—38, 41—43, 9 Fig.
— 1914b. The history of the discovery of sexuality in plants. Science N. Ser., vol. 299—319.
JOHNSON, J. CH. 1912. The morphology and reactions of *Bacillus megatherium*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 35, S. 209—222, 1 Taf.
JOHNSON, T. 1892. *Stenogramme interrupta* (C. Ag.) MONTG. Ann. of Bot., vol. 6, S. 361—367, Taf. 23.
JOHOW, FR. 1880. Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Diss. Bonn, 47 S.
— 1881. Die Zellkerne von *Chara foetida*. Bot. Ztg., Bd. 39, Sp. 729—743, 745—753, Taf. 7.
— 1885. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, S. 415—449, Taf. 16 bis 18.
— 1889. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 20, S. 475—525, Taf. 19—22.
JOKL, M. 1917. Über die BELT'schen Körperchen. Sitz-Ber. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Kl., I. Abt., Bd. 126, S. 915—925, 2 Taf.
JOLIVETTE, H. D. M. 1910. Spore formation in *Geoglossum glabrum* PERS. Transact. Wisconsin Acad. Scienc., Arts and Letters, vol. 16, S. 1171—1190, Taf. 85—87.
JOLLOS, V. 1910. Dinoflagellatenstudien. Archiv f. Protistenkde., Bd. 19, S. 178 bis 206, Taf. 7—10.
— 1916. Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl., Bd. 36, S. 497—514, 8 Fig.
— 1917. Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 37, S. 229—275, Taf. 13—16.
— 1920. Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien. , Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 24, S. 77—97, 9 Tabellen.
— 1921. Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Archiv f. Protistenkde., Bd. 43, S. 1—222, 12 Kurven.
JONES, D. F. 1917. Linkage in *Lycopersicum*. Amer. Natural., vol. 51, S. 608—621.
— 1918a. Bearing of heterosis upon double fertilization. Bot. Gaz., vol. 65, S. 324—333, 3 Fig.
— 1918b. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. Bull. Connecticut Exp. Station Nr. 207, 100 S., 12 Taf., 3 Fig.
— u. GALLASTEGUI, C. A. 1919. Some factor relations in Maize with reference to linkage. Amer. Natural., vol. 53, S. 239—246.
JONES, W. N. 1918. On the nature of fertilization and sex. New Phytolog., vol. 17, S. 167—188.
JOST, L. 1895. Beiträge zur Kenntnis der Coleochaeten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 13 S. 433—452, Taf. 34.
— 1908. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 693 S., 183 Fig. Jena.
ISHIKAWA, C. 1897. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L. Journ. College of Science Imp. Univ. Tokyo, vol. 10, S. 193—224, Taf. 16—17.

ISHIKAWA, C. 1902. Über die Chromosomenreduktion bei *Larix leptolepis* GORD. (V. M.). Beihefte bot. Centralbl., Bd. 11, S. 6—7.
ISHIKAWA, M. 1910. Über die Zahl der Chromosomen von *Gingko biloba* L. Bot. Magaz. Tokyo, Bd. 24, S. 225—226, 3 Fig.
— 1911a. Cytologische Studien von Dahlien. Bot. Magaz. Tokyo, Bd. 25, S. 1—8, Taf. 1.
— 1911b. The chromosome numbers of some species of *Compositae*. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 25, S. (399).
— 1916. A list of the number of chromosomes. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 30, S. 404—448, 32 Fig.
— 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. Ann. of Bot., vol. 32, S. 279—317, Taf. 7, 14 Fig.
— 1919. Über die Typen des Embryosackes der Angiospermen. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 33, S. 1—12.
— 1921a. On the chromosomes of *Lactuca*. Pr. N. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 35, S. (153)—(158). 20 Fig. (Japan. m. engl. Résumé).
— 1921b. Cytological studies on *Porphyra tenera* KJELLM. I. Botan. Magaz. Tokyo, S. 206—218, Taf. 4, 14 Fig.
ISTVÁNFFY, G. (= SCHAARSCHMIDT, G.). 1881. Zur Morphologie des Chlorophylls und des pflanzlichen Zellkerns. Kolosvár., 56 S. Ref. Bot. Centralbl., Bd. 7, S. 263—264.
— 1888. Zur Kenntnis der *Ulothrix zonata*. (Ungarisch.) Med. Naturw. Mitteil. med. nat. Siebenb. Museums-Vereins, S. 53—66, 1 Taf. Ref. Bot. Centralbl., Bd. 35, S. 122.
— 1895. Über die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 13, S. 452—467, Taf. 35—37.
JUEL, H. O. Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 205—226, Taf. 6—8.
— 1897b. *Muciporus* und die Familie der Tulasnellaceen. Bihang Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 23, Afd. III, Nr. 12, 27 S., 1 Taf.
— 1898. Die Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, S. 361—388, Taf. 4.
— 1900a. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 33, Nr. 5, 59 S., 6 Taf., 5 Fig.
— 1900b. Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, S. 626—659, Taf. 15—16.
— 1902a. Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. Flora, Bd. 91, S. 47—55, Taf. 7—8.
— 1902b. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Casuarina*. Naturf. Ver. Helsingfors. VII. Sect. f. Bot., S. 4—6.
— 1903a. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Casuarina*. Flora, Bd. 92, S. 284—293, Taf. 8, 1 Fig.
— 1903b. Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 13, S. 194—202, 5 Fig.
— 1904a. Über den Pollenschlauch von *Cupressus*. Flora, Bd. 93, S. 56—62, Taf. 3.
— 1904b. Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. V. M. Arkiv f. Bot., Bd. 2, Nr. 4, 9 S.
— 1905. Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 39, Nr. 4, 21 S., 3 Taf.
— 1907. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsal., Ser. IV, vol. 1, Nr. 9, S. 1—41, Taf. 1—4.
— 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Ups., Ser. IV, vol. 2, Nr. 11, 26 S., 3 Taf., 5 Fig.
— 1914. Berichtigung über die Gattung „*Muciporus*“. Arkiv f. Bot., Bd. 14, Nr. 1, 9 S., 1 Taf.
— 1915. Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, S. 337 bis 364, Taf. 4—5.
— 1916. Cytologische Pilzstudien. I. Die Basidien der Gattungen *Cantharellus*, *Craterellus* und *Clavaria*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsal., Ser. IV, vol. 4, Nr. 6, 40 S., 3 Taf.

JUEL, H. O. 1920. Über *Hyphelia* und *Ostracoderma*, zwei von FRIES aufgestellte Pilzgattungen. Svensk bot. Tidskr., Bd. 14, S. 212—222, 4 Fig.
— 1921. Cytologische Pilzstudien. II. Zur Kenntnis einiger Hemiasceen. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsal., Ser. IV., vol. 5, Nr. 5, 43 S., 2 Taf., 4 Fig.
JURÁNYI, L. 1872. Über den Bau und die Entwicklung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia* MIQ. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 8, S. 382—400, Taf. 31—34.
— 1882a. Neuere Beiträge zur Kenntnis der Pollenkörner der Cycadeen und Coniferen. K. Ung. Acad. d. Wiss. Budapest. Ber. im Bot. Centralbl., Bd. 12, S. 213—214.
— 1882b. Mitteilungen über Structur und Bildung der Zellkerne. K. Ung. Acad. d. Wiss. Budapest. Ber. im Bot. Centralbl., Bd. 12. S. 215—216.
KAINRADL, E. 1912. Über ein Makrosporangium mit mehreren Sporentetraden von *Selaginella helvetica* und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Makrosporangien unserer einheimischen Selaginellen. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Kl., I. Abt., Bd. 121, S. 651—665, 1 Taf., 2 Fig.
KAISER, O. 1896. Über Kernteilungen der Characeen. Bot. Ztg., Bd. 54, I. Abt. S. 61—79, Taf. 2.
KALLEN, FR. 1882. Verhalten des Protoplasma in den Geweben von *Urtica urens*, entwickelungsgeschichtlich dargestellt. Flora, Bd. 65, S. 65—80, 81—92, 97—105, Taf. 3.
KANDA, M. 1920. Field and laboratory studies of *Verbena*. Bot. Gaz., vol. 69, S. 54—71, Taf. 6—9, 26 Fig.
KANTSCHIEDER, M. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Makrosporangien von *Selaginella spinulosa* (AL. BR.) VON SPRING. 34. Jahresber. niederösterr. Landes-Real- u. Ober-Gymnas. Horn, 15 S., 8 Fig.
KARL, J. 1915. Über die Kernteilung der Euglenen vom Typus *viridis*. Botanikai közlemények, Bd. 14, S. 135—144 u. (99)—(108), 12 Fig. (Ungarisch. mit deutsch. Résumé.)
KARNY, H. u. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, W. u. J. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java. 5. Über die javanischen Thysanopterocecidien und deren Bewohner. Bull. jard. bot. Buitenzorg, Sér. II, No. 10, 123 S., 85 Fig.
KARPOFF, W. 1904. La caryocinèse dans les sommets des racines chez la *Vicia Faba*. Ann. Inst. Agron. Moscou, vol. 10, S. 358—384, 1 Taf. (Russ. mit franz. Résumé.)
KARSTEN, G. 1892. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. Bot. Ztg., Bd. 50, Sp. 205—215, 221—231, 237—246, Taf. 5—6.
— 1893a. Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 6, S. 337—382, Taf. 8—9.
— 1893b. Über Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, S. 555—562, Taf. 29.
— 1896. Untersuchungen über Diatomeen. Flora, Bd. 82, S. 286—296, Taf. 8.
— 1897a. Untersuchungen über Diatomeen II. Flora, Bd. 83, S. 33—53, Taf. 1—2.
— 1897b. Untersuchungen über Diatomeen III. Flora, Bd. 83, S. 203—222, Taf. 6.
— 1898. Neuere Untersuchungen über die Auxosporenbildung der Diatomeen. Ann. jard. Bot. Buitenzorg, Suppl. II, S. 47—52.
— 1899. Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeres-Untersuch., Abt. Kiel, N. F., Bd. 4, S. 17—205, 219 Fig.
— 1900. Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura*. Flora, Bd. 87, S. 253—283, Taf. 8—10.
— 1902. Über die Entwickelung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. Flora, Bd. 90, S. 316—333, Taf. 12.
— 1904. Die sogenannten „Mikrosporen" der Planktondiatomeen und ihre weitere Entwickelung, beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 544—554, Taf. 23.
— 1908. Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis* KTZG. Flora, Bd. 99, S. 1—11, Taf. 1.
— 1912. Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, S. 417—426, Taf. 7.
— 1915. Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7, S. 1—34.
— 1918. Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, S. 1—20, Taf. 1, 3 Fig.

KASANOWSKY, V. 1911. *Aphanomyces laevis* DE BARY. I. Entwicklung der Sexualorgane und Befruchtung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. 210—228, Taf. 10.

KATSUKI, K. 1914. Materialien zur Kenntnis der quantitativen Wandlungen des Chromatins in den Geschlechtszellen von *Ascaris*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 13, S. 92—118, Taf. 1—3.

KAUFFMANN, H. 1914. Über den Entwicklungsgang von *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, S. 721—774, Taf. 3, 4 Fig.

KEEBLE, F. 1912. Gigantism in *Primula sinensis*. Journ. of Genetics, vol. 2, S. 163—188, Taf. 11.

— u. GAMBLE, F. W. 1907. The origin and nature of the green cells of *Convoluta roscoffensis*. Quart. Journ. Micr. Scienc., vol. 51, S. 167—220, Taf. 13—14.

KEENE, M. L. 1914. Cytological studies of the zygospores of *Sporodinia grandis*. Ann. of Bot., vol. 28, S. 455—470, Taf. 35—36.

KELLER, R. 1918. Die Elektrizität in der Zelle. 261 S., 2 Taf., 25 Fig. Wien und Leipzig.

— 1921. Elektroanalytische Untersuchungen. Archiv f. mikrosk. Anatom., Abt. I, Bd. 95, S. 117—133, 3 Fig.

KELLICOTT, W. E. 1904. The daily periodicity of cell-division and of elongation in the root of *Allium*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 31, S. 529—550, 8 Fig.

KEMP, H. P. 1910. On the question of the occurrence of „heterotypical reduction" in somatic cells. Ann. of Bot., vol. 24, S. 775—803, Taf. 66—67.

KERSHAW, E. M. 1912. Structure and development of the ovule of *Bowenia spectabilis*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 625—646, Taf. 61, 17 Fig.

KESTNER, O. (= COHNHEIM, O.). 1904. Chemie der Eiweißkörper. 2. Aufl., 315 S. Braunschweig.

— 1913. Eiweißkörper. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 3, S. 93—165. Jena.

KEUTEN, J. 1895. Die Kernteilung von *Euglena viridis*. Zeitschr. wiss. Zoologie, Bd. 60, S. 215—235, Taf. 40.

KEYSSELITZ, G. 1908. Studien über Protozoen. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 11, S. 334—350, Taf. 19—21.

KIEHN, C. 1917. Die Nukleolen von *Galtonia candicans* DECSNE. Diss. Marburg. 69 S., 3 Fig.

KIHARA, H. 1919a. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteil. I. Species-Bastarde des Weizens und Weizenroggen-Bastard. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 32, S. 17—38, 21 Fig.

— 1919b. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteil. II. Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse unter *Avena*-Arten. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 33, S. 95—98, 2 Fig.

— 1921a. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteil. III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speciesbastarden der *Triticum*-Arten. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 35, S. 19—44, Taf. 1.

— 1921b. Notiz über *Avena barbata*. (Blatt ohne nähere Angabe des Ortes der Publikation dem Sep. von voriger Abh. zugefügt.)

KILDAHL, N. J. 1907. Development of the walls in the proembryo of *Pinus Laricio*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 102—107, Taf. 8—9.

— 1908. The morphology of *Phyllocladus alpinus*. Bot. Gaz., vol. 46, S. 339—348, Taf. 20—22.

KILLIAN, K. 1917. Über die Sexualität von *Venturia inaequalis* (COOKE) Ad. Zeitschr. f. Bot., Bd. 9, S. 353—398, 22 Fig., 1 Mikrophotogramm.

— 1918. Morphologie, Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Cryptomyces Pteridis* (RABENH.) REHM. Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, S. 49—126, 31 Fig.

— 1920. Le développement du *Dothidella Ulmi* (DUV.) WINTER. Revue général. de Bot., t. 32, S. 534—551, Taf. 16—19.

KING, C. A. 1903. Observations on the cytology of *Araiospora pulchra* THAXTER. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 31, S. 211—246, Taf. 11—15.

KIRKWOOD, J. E. 1904. The comparative embryology of the *Cucurbitaceae*. Bull. N. Y. Bot. Garden, vol. 3, S. 313—402, Taf. 58—69, 6 Fig.

— 1907. Some features of pollen-formation in the *Cucurbitaceae*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 34, S. 221—242, Taf. 17—21.

KITE, G. L. u. CHAMBERS, R. jr. 1912. Vital staining of chromosomes and the function and structure of the nucleus. Science N. Ser., vol. 36, S. 639—641.

KLEBAHN, H. 1888. Über die Zygosporen einiger Conjugaten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 6, S. 160—166, Taf. 7.
— 1891. Studien über Zygoten I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 22, S. 415—443, Taf. 13—14.
— 1892. Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 24, S. 235—267, Taf. 3.
— 1895. Über das Verhalten der Zellkerne bei der Auxosporenbildung von *Epithemia*. Bot. Centralbl., Bd. 64, S. 112.
— 1896. Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung I. *Rhopalodia gibba* (EHRBG.) O. MÜLLER. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29, S. 595—654, Taf. 10.
— 1899. Die Befruchtung von *Sphaeroplea annulina* AG. Festschrift f. SCHWENDENER, S. 81—103, Taf. 5, Berlin.
— 1904. Einige Bemerkungen über das Mycel des Gelbrostes und über die neueste Phase der Mykoplasma-Hypothese. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 255—261, 2 Fig.
KLEBS, E. 1887. Die allgemeine Pathologie oder die Lehre von den Ursachen und dem Wesen der Krankheitserreger I. 514 S., 8 Taf., 66 Fig., Jena.
KLEBS, G. 1883. Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 1, S. 233—361, Taf. 2—3.
— 1887. Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. Biolog. Centralbl., Bd. 7, S. 161—168.
— 1888. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 2, S. 489—568, Taf. 5—6.
— 1891. Über die Bildung der Fortpflanzungszellen von *Hydrodictyon utriculatum*. Bot. Ztg., Bd. 49, Sp. 789—798, 805—817, 821—835, 837—846, 853—862, Taf. 9.
— 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 543 S., 3 Taf., 15 Fig., Jena.
— 1899. Über den Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Centralbl., Bd. 19, S. 209—226.
— 1905. Über Variationen der Blüten. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 155—320, Taf. 8, 27 Fig.
— 1906. Über künstliche Metamorphosen. Abh. Naturf. Ges. Halle, Bd. 25, S. 133 bis 294, 12 Taf., 21 Fig.
— 1909. Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitzber. Heidelberger Akad. d. Wiss. math.-nat. Kl., 5. Abh., 32 S., Taf. 1, 2 Fig.
— 1912. Über Flagellaten- und Algenähnliche Peridineen. Verh. naturw.-med. Ver. Heidelberg N. F., Bd. 11, S. 369—451, Taf. 10, 15 Fig.
— 1916. Zur Entwickelungs-Physiologie der Farnprothallien I. Sitzber. Heidelberger Akad. d. Wiss. math.-nat. Kl., Abt. B., 4. Abh., 82 S., 11 Fig.
— 1917a. Zur Entwickelungs-Physiologie der Farnprothallien II. Ibid. 3. Abh., 138 S., 28 Fig.
— 1917b. Zur Entwickelungs-Physiologie der Farnprothallien III. Ibid. 7. Abh., 104 S., 28 Fig.
KLEIN, J. 1878. *Pinguicula alpina*, als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Beziehung. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 3, 163—185, Taf. 9—10.
— 1880. Über Krystalloide in den Zellkernen von *Pinguicula* und *Utricularia*. Bot. Centralbl., Bd. 4, S. 1401—1404.
— 1882. Die Zellkernkrystalloide von *Pinguicula* und *Utricularia*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12, S. 60—73, Taf. 2.
KLEMM, P. 1895. Desorganisationserscheinungen der Zelle. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28, S. 627—700, Taf. 8—9.
KLIENEBERGER, E. 1917. Über die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne mit besonderer Berücksichtigung der Systematik (Diss. Frankfurt). Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 35, Abt. I, S. 219—278, Taf. 1, 3 Fig.
KNIEP, H. 1907. Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von *Fucus*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, S. 635—724, 12 Fig.
— 1911. Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea* FL. DAN. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 529—553, Taf. 3—4.
— 1913. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I u. II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, S. 593—637, Taf. 2—5.
— 1915. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7, S. 369—398, Taf. 2, 20 Fig.

KNIEP, H. 1916. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten IV. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 353—359, Taf. 3.
— 1917. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten V. Zeitschr. f. Bot., Bd. 9, S. 81—118, Taf. 1—3, 14 Fig.
— 1919a. Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea* PERS.) Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Bot., Bd. 11, S. 257—284.
— 1919b. Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchungen an Basidiomyceten). Verh. Physikal. med. Ges. Würzburg, Sep. 18 S., 4 Tab.
— 1921. Über *Urocystis Anemones* (PERS.) WINTER. Zeitschr. f. Bot., Bd. 13, S. 289—311, Taf. 3.
KNISCHEWSKY, O. 1906. Beitrag zur Morphologie von *Thuja occidentalis*. Diss. Zürich, 36 S., 3 Taf.
KNOLL, F. 1908. Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung. Sitzber. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, Bd. 117, S. 1227—1241, 1 Taf.
KNY, L. 1896. Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14, S. 378—391, 2 Fig.
— 1901. Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, S. 55—98, Taf. 1—2.
— 1906. *Spirogyra setiformis*. Bot. Wandtafeln X. Abt., Text zu Taf. 103, S. 453 bis 460, 2 Fig.
KOEHLER, O. 1912. Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. Experimentelle Untersuchungen an *Strongylocentrotus lividus*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 8, S. 272—351, 1 Fig., 3 Kurven, 19 Tabellen.
KÖLLIKER, A. 1885. Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, S. 1—46.
— 1886. Das Karyoplasma und die Vererbung, eine Kritik der WEISMANNschen Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, S. 228—238.
KÖPPEN, O. W. 1887. Über das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen. Diss. Leipzig, 52 S., Jena.
KÖRNICKE, M. 1896. Untersuchungen über die Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. u. Westf., Jahrg. 53, S. 149—185, Taf. 5, 3 Fig.
— 1899. Über die spiraligen Verdickungsleisten in den Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Sitzber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn A, S. 1—10, 1 Fig.
— 1901a. Über Ortsveränderung von Zellkernen. Sitzber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn A, S. 14—25.
— 1901b. Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitzber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk., Bonn, A, S. 25—34.
— 1903. Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21, S. (66)—(134).
— 1905. Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 23, S. 404—415, Taf. 18.
— 1906. Zentrosomen bei Angiospermen? Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch. Flora, Bd. 96, S. 501—522, Taf. 5.
KOHL, F. G. 1897. Zur Physiologie des Zellkerns. Bot. Centralbl., Bd. 72, S. 168 bis 170.
— 1903. Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kerns. 240 S., 10 Taf. Jena.
— 1905. Zur Frage nach der Organisation der Cyanophyceenzelle und nach der mitotischen Teilung ihres Kerns. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 18, Abt. I, S. 1—8.
— 1907. Über das Glykogen und einige Erscheinungen bei der Sporulation der Hefe. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 25, S. 74—85, Taf. 1, 2 Fig.
— 1908. Die Hefepilze, ihre Organisation, Physiologie, Biologie und Systematik, sowie ihre Bedeutung als Gärungsorganismen. 343 S., 8 Taf., 59 Fig. Leipzig.
KOMARNITZKY, N. 1914. Über die Sporenbildung bei *Verpa bohemica* (KROMBH.) SCHRÖT. Annal. mycol., vol. 12, S. 241—250, Taf. 9.

KONOKOTINE, A. G. 1913. Über die neuen Hefepilze mit heterogamer Kopulation: *Nadsonia (Guilliermondia) elongata* und *Debaryomyces tyrocola*. Bull. jard. Imp. Bot. St. Pétersbourg, vol. 13, S. 32—46, Taf. 2, 39 Fig. (Russisch mit deutsch. Résumé.)

KORNHAUSER, S. J. 1915. A cytological study of the semi-parasitic Copepod *Hersilia apodiformis* (PHIL.), with some general considerations of Copepod Chromosomes. Archiv f. Zellforsch., Bd. 13, S. 399—445, Taf. 27—29, 9 Fig.

KOSSEL, A. 1911. Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Nobelvortrag. Münch. Med. Wochenschrift, Bd. 58, S. 65—69.

KOZŁOWSKI, W. L. 1908. Phototaxie du noyau cellulaire et son rôle dans le procès d'assimilation. Lwów. Kosmos, Bd. 33, S. 203—211, 3 Fig. (Polnisch.)

KRANZLIN, H. 1907. Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien. Archiv f. Protistkd., Bd. 89, S. 170—194, Taf. 4, 7 Fig.

KRAMÁŘ, U. 1901. Studie über die Mykorrhiza von *Pirola rotundifolia* L. Bull. Académ. d. scienc. Bohême. Cl. d. sc. math. et nat., 6 ann., S. 9—15, 1 Taf.

KRANICHFELD, H. 1917. Die Einwände HERIBERT-NILSSONS gegen die Mutationstheorie von HUGO DE VRIES und sein Versuch, die bei der *Oenothera Lamarckiana* beobachteten Mutations- und Kreuzungserscheinungen auf Mendelismus zurückzuführen. Biol. Centralbl., Bd. 37, S. 61—98.

KRASSER, FR. 1885. Über das angebliche Vorkommen eines Zellkerns in den Hefezellen. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 35, S. 373—377.

— 1892. Über die Struktur des ruhenden Zellkerns. Sitz-Ber. K. Akad. d. Wien, math. nat. Kl., Abt. I, Bd. 101, S. 560—583.

— 1893. Über den „Zellkern" der Hefe. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 43, S. 14—22.

KRASSILSTSCHIK. 1882. Zur Entwickelungsgeschichte und Systematik der Gattung *Polytoma* EHRENBG. V. M. Zool. Anzeiger, Bd. 5, S. 426—429.

KRATZER, J. 1918. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. Flora, Bd. 110, S. 275—343, 60 Fig.

KRAUSE, O. 1911. Studien über die Formveränderung von *Ceratium hirundinella* O. F. MÜLL. als Anpassungserscheinung an die Schwebefähigkeit. Intern. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrogeogr. Biol. Supplementband 3, H. 1, 32 S., 8 Fig.

KRUCH, O. 1891. Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecondazione della „Riella Clausonis LET." Malpighia, vol. 4, S. 403—423, Taf. 17—18.

KRÜGER, F. 1910. Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 27, S. 186—205, 2 Taf.

KRUIS, K. 1913. Mikrophotographie der Strukturen lebender Organismen, insbesondere der Bakterienkerne mit ultraviolettem Licht. Bull. internat. de l'acad. d. scienc. Bohême, 20 S., 6 Taf. Prag.

KÜHN, A. 1915. Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Teilungen. Zool. Anz., Bd. 45, S. 564—576, 17 Fig.

— 1917. Über die Beziehungen zwischen Plasmateilung und Kernteilung bei Amöben. Zool. Anz., Bd. 48, S. 193—203, 10 Fig.

KÜSTER, E. 1906a. Über den Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 255—259, 2 Fig.

— 1906b. Normale und abnorme Keimungen bei *Fucus*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 522—528.

— 1906c. Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der pathologischen Pflanzenanatomie. Ergebn. allgem. Pathol. u. patholog. Anatomie d. Mensch. u. Tiere. 11. Jahrg., I. Abt., S. 387—454, 16 Fig.

— 1907. Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. Flora, Bd. 97, S. 1—23, 20 Fig.

— 1908. Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progr. rei botan., Bd. 2, S. 455—558, 24 Fig.

— 1909a. Über die experimentelle Erforschung des Zellenlebens. (Kieler Antrittsvorlesung.) Naturw. Wochenschrift N. F., Bd. 8, S. 433—438.

— 1909b. Über die Verschmelzung nackter Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 27, S. 589—598.

— 1910a. Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Flora, Bd. 100, S. 267—287, 10 Fig.

— 1910b. Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, S. 689—717, 1 Fig.

KÜSTER, E. 1911. Die Gallen der Pflanzen. Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen. 437 S., 158 Fig. Leipzig.
— 1913. Über die Gallen der Pflanzen. Neue Resultate und Streitfragen der allgemeinen Cecidologie. Fortschr. Naturw. Forsch., Bd. 8, S. 115—160, Fig. 63—90.
— 1915. Zelle und Zellteilung (Botanisch). Handwörterb. d. Naturw., Bd. 10, S. 748—807, 52 Fig.
— 1916. Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl., 447 S., 209 Fig. Jena.
— 1918. Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, S. 54—61.
— 1921. Botanische Betrachtungen über Alter und Tod. Abh. z. theor. Biologie, Heft 10, 44 S. Berlin.
KUIJPER, J. 1914. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparats bei *Theobroma Cacao*. Rec. Trav. bot. Néerland., vol. 9, S. 37—43, Taf. 2, 7 Fig.
KUNDT, A. 1911. Die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von *Salvinia natans*. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 27, Abt. I, S. 26—51, Taf. 6—7.
KUNKEL, L. O. 1914. Nuclear behavior in the promycelia of *Caeoma nitens* BURRILL and *Puccinia Peckiana* HOWE. Amer. Journ. of Bot., vol. 1, S. 37—47, Taf. 3.
— 1915. A contribution to the life history of *Spongospora subterranea*. Prel. Rept. Journ. agric. Res., vol. 4, S. 265—278, Taf. 39—43.
— 1916. Further studies of the orange rusts of *Rubus* in the United States. Bull. Torrey bot. Club, vol. 43, S. 559—569, 5 Fig.
KUNSTLER, J. 1900. Remarques sur certains points de l'histoire de la vie des organismes inférieurs. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 130, S. 1416—1418.
— u. BUSQUET, P. 1897. Sur la valeur nucléaire du corps central des Bactériacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 125, S. 1112—1115.
KUPELWIESER, H. 1912. Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma. Archiv f. Zellforsch., Bd. 8, S. 352—395, Taf. 13—15, 4 Fig.
KURSSANOW, L. 1919. Beiträge zur Cytologie der Florideen. Flora, Bd. 99, S. 311 bis 336, Taf. 2—3.
— 1910. Zur Sexualität der Rostpilze. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, S. 81—93, Taf. 1.
— 1911a. Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora, Bd. 104, S. 65—84, Taf. 1—4.
— 1911b. Über die Teilung der Kerne bei *Vaucheria*. Biol. Zeitschr. Moskau, Bd. 2, S. 13—26, 1 Taf.
KUSANO, S. 1907a. On the cytology of *Synchytrium*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 19, S. 538—543, 1 Taf.
— 1907b. On the nucleus of *Synchytrium puerariae* MIYAKE. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 21, S. 118—121, 1 Fig.
— 1909a. Preliminary note on *Gastrodia elata* and its mycorhiza. Ann. of Bot., vol. 25, S. 521—523.
— 1909b. A contribution to the cytology of *Synchytrium* and its hosts. Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, vol. 8, S. 79—147, Taf. 8—11.
— 1912. On the life history and cytology of a new *Olpidium* with special reference to the copulation of motile isogametes. Journ. Coll. Agric. Tokyo, vol. 4, S. 141—199, Taf. 15—17, 1 Fig.
— 1915. Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm. Journ. Coll. Agric. Tokyo, vol. 6, S. 7—120, Taf. 5—9, 28 Fig.
KUTSCHER, E. 1883. Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. Flora, Bd. 66, S. 33—42, 49—75, Taf. 1—2.
KUTTNER, O. 1919. Referat über OTTO HARTMANN: Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* usw. (s. oben). Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 21, S. 182—183.
KUWADA, Y. 1910. A cytological study of *Oryza sativa* L. Bot. Magaz. Tokyo, Bd. 24, S. 267—281, Taf. 8.
— 1911. Maiosis in the pollen mother cells of *Zea Mays* L. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 25, S. 163—181, Taf. 5.
— 1915. Über die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. 83—89, 1 Taf.
— 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Journ. Coll. of Science Imp. Univ. Tokyo, vol. 39, Nr. 10, 148 S., 2 Taf., 4 Fig.
— 1921. On the so-called longitudinal split of chromosomes in the telophase. P. N. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 35, S. 99—105, Taf. 2.

KUYPER, H. P. 1905. Die Perithecien-Entwicklung von *Monascus purpureus* WENT und *Monascus Barkeri* DANGEARD, sowie die systematische Stellung dieser Pilze. Annal. mycol., Bd. 3, S. 32—81, Taf. 2.

KYLIN, H. 1914. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Rhodomela virgata* KJELLM. Svensk. bot. Tidskr., vol. 8, S. 33—69, Taf. 3—4, 12 Fig.

— 1916a. Die Entwicklungsgeschichte von *Griffithsia corallina* (LIGHTF.). Ag. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 97—123, Taf. 1, 11 Fig.

— 1916b. Über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 34, S. 194—201, Taf. 2.

— 1916c. Über die Befruchtung und Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 34, S. 257—271, 7 Fig.

— 1916d. Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* (WOODW.) AG. nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 545—586, 11 Fig.

— 1917. Über die Entwicklungsgeschichte von *Batrachospermum moniliferum*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 35, S. 155—164, 7 Fig.

— 1918. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Svensk bot. Tidskr., Bd. 12, S. 1—64, 30 Fig.

— 1920. Bemerkungen über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 38, S. 74—78, 2 Fig.

LAGERBERG, T. 1906. Über die präsynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von *Adoxa moschatellina*. Bot. Studier tillägn. F. R. KJELLMAN, S. 80—88.

— 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 44, Nr. 4, 86 S., 3 Taf.

LAGERHEIM, G. 1900. Untersuchungen über die Monoblepharideen. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 25, Nr. 8, 42 S., 2 Taf.

LAIBACH, FR. 1907. Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 22, I. Abt., S. 191—210, Taf. 8.

LAMPRECHT, W. 1918. Über die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. allg. Bot., Bd. 1, S. 353—398. 6 Fig.

LAND, W. J. G. 1900. Double fertilization in Compositae. Bot. Gaz., vol. 30, S. 252 bis 260, Taf. 15—16.

— 1902. A morphological study of *Thuja*. Bot. Gaz., vol. 34, S. 249—260, Taf. 6—8.

— 1904. Spermatogenesis and oogenesis in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., vol. 38, S. 1—18, Taf. 1—4.

— 1907. Fertilization and embryogeny in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 273—292, Taf. 20—22.

LANG, F. X. 1901. Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von *Polypompholyx* und *Byblis gigantea*. Flora, Bd. 88, S. 149—206, Taf. 12, 80 Fig.

LANG, W. H. 1897. Studies in the development and morphology of Cycadean Sporangia: I. The microsporangia of *Stangeria paradoxa*. Ann. of Bot., vol. 11, S. 421 bis 438, Taf. 22.

— On apogamy and the development of sporangia upon fern-prothalli. Philos. Transact. Royal Soc. London, Ser. B. vol. 190, S. 187—238, Taf. 7—11.

— 1900. Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia. II. The ovule of *Stangeria paradoxa*. Ann. of Bot., vol. 14, S. 281—306, Taf. 17—18.

— 1909. A theory of alternation of generations in archegoniate plants based upon ontogeny. New Phytolog., vol. 8, S. 1—12.

LANTIS, V. 1912. Development of the microsporangia and microspores of *Abutilon Theophrasti*. Bot. Gaz., vol. 54, S. 330—335, 12 Fig.

LA RUE, C. D. u. BARTLETT, H. H. 1918. An analysis of the changes involved in a case of progressive mutation. Genetics, vol. 3, S. 207—224, 1 Fig.

DE LARY DE LATOUR, E. 1908. Sur des particularités cytologiques du développement des cellules-mères du pollen de *l'Agave attenuata*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 146, S. 833—836.

LAURENT, M. 1905. Recherches sur le développement des Joncées. (Thèse Paris). Ann. sc. nat. Sér. IX Bot., t. 19, 91 S., 8 Taf., 16 Fig.

LAUTERBORN, R. 1893. Über Bau und Kernteilung der Diatomeen. V. M. Verh. nat.-hist.-med. Ver. Heidelberg N. F., Bd. 5, S. 179—202, Taf. 3.

LAUTERBORN, R. 1895. Protozoenstudien I. Kern- und Zellteilung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 59, S. 167—190, Taf. 12—13.
— 1896. Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 165 S., 10 Taf., 1 Fig. Leipzig.
LAVDOWSKY, M. 1894. Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anatom. Hefte, Bd. 4, S. 353—446, Taf. 26—31.
LAWSON, A. A. 1898. Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the pollen-mother-cells of *Cobaea scandens* CAV. Proc. Californ. Acad. Sc., III. ser., vol. 1, Nr. 5, S. 169—188, Taf. 33—36.
— 1900. Origin of the cones of the multipolar spindle in *Gladiolus*. Bot. Gaz., vol. 30, S. 145—153, Taf. 12.
— 1903a. On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast. Bot. Gaz., vol. 35, S. 305—319, Taf. 15.
— 1903b. Studies in spindle formation. Bot. Gaz., vol. 36, S. 81—100, Taf. 15—16.
— 1904a. The gametophytes, archegonia, fertilization and embryo of *Sequoia sempervirens*. Ann. of Bot. vol. 18, S. 1—28, Taf. 1—4.
— 1904b. The gametophytes, fertilization and embryo of *Cryptomeria japonica*. Ann. of Bot., vol. 18, S. 417—444, Taf. 27—30.
— 1907a. The gametophytes, fertilization and embryo of *Cephalotaxus drupacea*. Ann. of Bot., vol. 21, S. 1—23, Taf. 1—4.
— 1907b. The gametophytes and embryo of the *Cupressineae*, with special reference to *Libocedrus decurrens*. Ann. of Bot., vol. 21, S. 281—301, Taf. 24—26.
— 1909. The gametophytes and embryo of *Pseudotsuga Douglasii*. Ann. of Bot., vol. 23, S. 163—180, Taf. 12—14.
— 1910. The gametophytes and embryo of *Sciadopitys verticillata*. Ann. of Bot., vol. 24, S. 403—421, Taf. 29—31.
— 1911a. The phase of the nucleus known as synapsis. Transact. roy. Soc. Edinburgh, vol. 47, S. 591—604, 2 Taf.
— 1911b. Nuclear osmosis as a factor in mitosis. Transact. roy. Soc. Edinburgh, vol. 48, S. 137—161, Taf. 7—10.
— 1913. A study in chromosome reduction. Transact. roy. Soc. Edinburgh, vol. 48, S. 601—627, Taf. 52—54.
— 1918. The gametophyte generation of the *Psilotaceae*. Transact. roy. Soc. Edinburgh, vol. 52, S. 93—113, 5 Taf.
LECLERC DU SABLON, M. 1907. Sur la symbiose du Figuier et du Blastophage. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 144, S. 146—148.
— 1908. Structure et développement de l'albumen du Caprifiguier. Revue génér. Botan., t. 20, S. 14—24, Taf. 6, 6 Fig.
LECOMTE, H. 1898. Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. Ann. sc. nat. Sér. VII Bot., t. 10, S. 193—324, Taf. 21—24.
LÉGER, L. 1906. Un nouveau Myxomycète endoparasite des Insectes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 145, S. 837—838.
— 1908. Mycètozoaires endoparasites des Insectes, I. Archiv f. Protistenkd., Bd. 12, S. 109—130, Taf. 8, 4 Fig.
— u. HESSE, E. 1905. Sur un nouveau protiste parasite des Otiorhynques. C. R. Soc. Biol. Paris, vol. 58, S. 92—94.
LÉGER, M. 1895a. Recherches sur la structure des Mucorinées. Thèse Paris, 151 S., 21 Taf. Poitiers.
— 1895b. Structure et développement de la zygospore du *Sporodinia grandis*. Rev. génér. Botan., t. 7, S. 481—496, Taf. 18—22.
LEHMANN, E. 1914. Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 13, S. 88—175, Taf. 1.
— 1918. Über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium roseum* und *parviflorum*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, S. 497—511, 7 Fig.
— 1919. Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 347 bis 357, 6 Fig.
— 1920a. Neuere Oenotherenarbeiten. Sammelreferat, II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 12, S. 61—85, 14 Fig.
— 1920b. Bemerkungen zu dem Aufsatze von O. RENNER: MENDELsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. Biol. Centralbl., Bd. 40, S. 277—286, 1 Fig.
— 1920c. Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 22, S. 236—260.

LEHMANN, E. 1921a. Neuere Oenotherenarbeiten. Sammelreferat, III. Zeitschr. f. Bot., Bd. 13, S. 231—249, 19 Fig.
— 1921b. Über Epilobienbastarde. Referat über Vortrag Berlin. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 237—238.
— 1922. Bemerkungen zu einem Referat RENNERs über meine Arbeit: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. Zeitschr. f. Bot., Bd. 14, S. 173—179.
LEITGEB, H. 1878. Zur Embryologie der Farne. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Wien, mathem. natur. Kl., Abt. I., Bd. 77, S. 222—242, 1 Taf.
— 1879. Studien über die Entwicklung der Farne. Sitz-Ber. Akad. d. Wiss. Wien math. nat. Kl., Abt. I., Bd. 80, S. 201—227, 1 Taf.
— 1886. Krystalloide in Zellkernen. Mitteil. Bot. Inst. Graz, Bd. 1, S. 115—122.
LENDNER, A. 1908a. Les Mucorinées de la Suisse. Matér. pour la flore cryptogamique suisse, vol. 3, fasc. 1, 182 S., 3 Taf., 59 Fig. Berne.
— 1908b. Recherches histologiques sur les zygospores du *Sporodinia grandis*. Bull. de l'Herbier Boissier, t. 8, S. 77—78.
LENZ, F. 1921. Kann eine quantitative Fluktuation von Erbfaktoren von wesentlicher Bedeutung für die Artbildung sein? Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 25, S. 169—175.
LEPESCHKIN, W. W. 1911. Über die Struktur des Protoplasmas. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. 181—190.
— 1913. Über die kolloidchemische Beschaffenheit der lebenden Substanz und über einige Kolloidzustände, die für dieselbe eigentümlich sind. Kolloidzeitschrift, Bd. 13, S. 181—192.
LEVINE, M. 1913. Studies in the cytology of the *Hymenomycetes*, especially the *Boleti*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 40, S. 137—181, Taf. 4—8.
— 1916. Somatic and reduction division in certain species of *Drosera*. Mem. New York bot. Gard., vol. 6, S. 125—147, Taf. 16—19, 2 Fig.
LEVY, F. 1921. Neuere Untersuchungen auf dem Gebiet der Zellteilungs-Physiologie. Naturwissensch., Bd. 9, S. 105—110.
LEWIS, A. C. 1901. Contributions to the knowledge of the physiology of karyokinesis. Bot. Gaz., vol. 32, S. 423—425, 1 Fig.
LEWIS, C. E. 1906a. The embryology and development of *Riccia crystallina*. Bot. Gaz., vol. 41, S. 109—138, Taf. 5—9.
— 1906b. The basidium of *Amanita bisporigera*. Bot. Gaz., vol. 41, S. 348—352, 17 Fig.
LEWIS, J. F. 1905. Note on the development of *Phytolacca decandra* L. JOHN HOPKINS Univ. Circ., Nr. 178, S. 34—42.
— 1908. The behaviour of the chromosomes in *Pinus* and *Thuja*. Ann. of Bot., vol. 22, S. 529—556, Taf. 29—30.
— 1909. The life history of *Griffithsia Bornetiana*. Ann. of Bot., Bd. 23, S. 639 bis 690, Taf. 49—53, 2 Fig.
— 1912. The germination of the spore of *Nemalion multifidum*. Science N. Ser., vol. 35, S. 154.
— u. ZIRKLE, C. 1920. Cytology and systematic position of *Porphyridium cruentum* NAEGELI. Amer. Journ. of Bot., vol. 7, S. 333—340, Taf. 20—21.
LICENT, M. E. 1921. Sur la structure et l'évolution du noyau dans les cellules du méristème de quelques Euphorbiacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 1063—1066.
LIDFORSS, B. 1897. Zur Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Acta Soc. Reg. Physiogr. LUND, N. F., Bd. 8, Nr. 11, 26 S., 1 Taf.
— 1908. Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. LUNDs Univers. Årsskrift N. F. Afd. 2, Bd. 4, Nr. 1, 40 S., 4 Taf.
— (†) 1914. Résumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Hinterlass. Manuskript (herausg. v. W. JOHANNSEN). Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, S. 1—13.
— (†) 1915. Protoplasma. Kultur der Gegenwart III. Abt. IV, Bd. 1, Allgem. Biol., S. 218—264, 11 Fig., Leipzig u. Berlin.
LIEHR, O. 1916. Ist die angenommene Verwandtschaft der *Helobiae* und *Polycarpicae* auch in ihrer Cytologie zu erkennen? COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 13, S. 135—218, Taf. 3—6.
LIESEGANG, R. E. 1912. Protoplasmastrukturen und deren Dynamik. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 34, S. 452—461.
LIESKE, R. 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. 292 S., 4 Taf., 112 Fig., Leipzig.

LILLIE, R. S. 1902. On the oxidative properties of the cell-nucleus. Amer. Journ. Physiol., vol. 7, S. 412—421.
— 1903. On differences in the direction of the electrical convection of certain free cells and nuclei. Amer. Journ. Physiol., vol. 8, S. 273—283, 1 Fig.
— 1905. On the conditions determining the disposition of the chromatic filaments and chromosomes in mitosis. Biol. Bull., vol. 8, S. 193—204, 5 Fig.
— 1908. A contribution towards an experimental analysis of the karyokinetic figure. Science N. Ser., vol. 27, S. 907—908.
— 1911. The physiology of cell-division IV. Journ. Morphol., vol. 22, S. 695 bis 730.
— 1916. Increase of permeability to water following normal and artificial activation in sea urchin eggs. Americ. Journ. Physiol., vol. 40, S. 249—266, 3 Fig.
LINDE, P. 1913. Zur Kenntnis von *Cladothrix dichotoma* COHN. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 39, S. 369—394, 7 Fig.
LISTER, A. 1893. On the division of nuclei in the *Mycetozoa*. Journ. Linn. Soc. Bot., vol. 29, S. 529—542, Taf. 35—36.
DE LITARDIÈRE, R. 1912a. Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radiculaire de quelques Polypodiacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 154, S. 1097—1100.
— 1912b. Formation des chromosomes hétérotypiques chez le *Polypodium vulgare* L. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, S. 1023—1026.
— 1913a. Variations de volume du noyau et de la cellule chez quelques fougères durant la prophase hétérotypique. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 156, S. 562—564, 1 Fig.
— 1913b. Sur les phénomènes de la métaphase, de l'anaphase et de la télophase dans la cinèse somatique du *Hyacinthus orientalis* L. Bull. Soc. Bot. France, t. 60, S. 216—219.
— 1921a. Remarque au sujet de quelques processus chromosomiques dans les noyaux diploidiques du *Podophyllum peltatum* L. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 1066—1068.
— 1921b. Le dimorphisme des éléments chromosomiques chez le *Polypodium Schneideri* pendant les périodes de télophase et d'interphase. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 607—608.
LLOYD, F. E. 1899. The comparative embryology of the *Rubiaceae* pt. 1. Mem. Torrey bot. Club, vol. 8, S. 1—26, Taf. 1—4.
— 1902. The comparative embryology of the *Rubiaceae*, pt. 2. Mem. Torrey bot. Club, vol. 8, S. 27—112, Taf. 5—15, 11 Fig.
LOEB, J. 1899. Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 8, S. 689—693.
— 1906. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. 324 S., 61 Fig., Leipzig.
— u. CHAMBERLAIN, M. M. 1915. An attempt at physico-chemical explanation of certain groups of fluctuating variation. Journ. experim. Zool., vol. 19, S. 559 bis 568.
LÖTSCHER, P. K. 1905. Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora, Bd. 94, S. 213—262, Taf. 1—2.
LOEW, O. 1892. Über die physiologischen Funktionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzen-Organismus. Flora, Bd. 75, S. 368—394.
— 1905. Über die Giftwirkung von Fluornatrium auf Pflanzen. Flora, Bd. 94, S. 330—338.
— 1906a. Die chemische Energie der lebenden Zellen. 2. Aufl., 133 S., Stuttgart.
— 1906b. Über die Veränderung des Zellkernes durch kalkfällende Mittel. Bull. Colleg. Agricult. Tokyo, vol. 7, S. 7—12, 5 Fig.
— 1913. Zur physiologischen Funktion des Calciums. Flora, Bd. 105, S. 447—448, 1 Fig.
— 1916. Über das Verhalten des Zellkernes zu verschiedenen Giften. Biochem. Zeitschr., Bd. 74, S. 376—387.
— 1918. Ninhydrin als mikrochemisches Reagens auf Aminosäuren. Flora, Bd. 110, S. 262—264.
— 1919. Über die Giftwirkung der Pyro- und Metaphosphorsäure. Archiv f. Hygiene, Bd. 89, S. 130—134.
LÖWENTHAL, W. 1903. Beiträge zur Kenntnis des *Basidiobolus lacertae*. Archiv f. Protistenkd., Bd. 2, S. 364—420, Taf. 10—11.
— 1905. Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen. Archiv f. Protistenkd., Bd. 5, S. 221—239, Taf. 7—8.

LÖWIT, M. 1896. Zur Morphologie der Bakterien. Centralbl. f. Bakt. I. Abt., Bd. 19, S. 673—686, 1 Taf.
LONGO, B. 1898 b. Esiste cromatolisi nei nuclei normali vegetali? Rendic. R. Accad. dei Lincei, Ser. 5a, vol. 7, S. 282—290.
— 1898 b. Ancora su la pretesa „cromatolisi" nei nuclei normali vegetali. Risposta al Prof. Dott. F. CAVARA, 12 S., Roma.
1899 a. Osservazioni sulle *Calycanthaceae*. Annuar. R. Istit. bot. Roma, vol. 9, S. 1—16, Taf. 1—2.
1899 b. Contribuzione alla cromatolisi (picnosi) nei nuclei vegetali. Annuar. R. Istit. bot. Roma, vol. 9, S. 89—95, Taf. 3.
— 1905. Osservazioni e ricerche sulla nutrizione dell' embrione vegetale. Annali di Botanica, vol. 2, S. 373—396, Taf. 14—18, 1 Fig.
— 1906. Ricerche sul Fico e sul Caprifico. Rendic. R. Accad. dei Lincei, Ser. 5 a, vol. 15, S. 373—377.
— 1909 a. Osservazioni e ricerche sul *Ficus Carica* L. Annali di Botanica, vol. 7, S. 235—256.
— 1909 b. La partenocarpia nel *Diospyros virginiana* L. Rendic. R. Accad. Lincei Roma, Ser. 5 a, vol. 18, S. 632—635, 1 Fig.
— 1910. Ricerche su le *Impatiens*. Annali di Botanica, vol. 8, S. 65—77, Taf. 8 bis 10.
LOPRIORE, G. 1905. Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* HOOK. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 23, S. 335—346, Taf. 15.
— 1906. Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Rés. sc. congr. internat. Bot. Vienne, S. 242—278, Taf. 1—2.
LOTSY, J. B. 1899. Contributions to the life history of the genus Gnetum I. Ann. jard. bot. Buitenzorg, vol. 16, S. 46—114, Taf. 2—11.
— 1900. *Rhopalocnemis phalloides* JUNGH., a morphological-systematical study. Ann. jard. bot. Buitenzorg., vol. 17, S. 73—101, Taf. 3—14.
— 1903. Parthenogenesis bei *Gnetum Ula* BROGN. Flora, Bd. 92, S. 397—404, Taf. 9—10, 3 Fig.
— 1904. Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion. Flora, Bd. 93, S. 65—86, 19 Fig.
— 1907. Vorträge über botanische Stammesgeschichte I. 828 S., 430 Fig., Jena.
— 1909. Vorträge über botanische Stammesgeschichte II. 902 S., 553 Fig., Jena.
— 1911. Vorträge über botanische Stammesgeschichte III. 1055 S., 661 Fig., Jena.
— 1914. La théorie du croisement. Archiv. Néerland. sc. exact. et natur., Sér. III B, t. 2, S. 178—238, 1 Taf.
— 1917. L'Oenothère de Lamarck et la quintessence de la théorie du croisement. Archiv. Néerland. sc. exact. et natur., Sér. III B, t. 3, S. 324—353, Taf. 11—16.
— 1918. Mutatie of kruising, de oorzaak der evolutie. Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde, S. 1395—1404.
— 1919 a. Proeven en beschouwingen over evolutie. I. De Oenotheren als Kernchimèren. Genetica, vol. 1, S. 3—69, 113—129.
— 1919 b. Over de mogelijkheid van intranucleaire kruising bij homozygoten. Genetica, vol. 1, S. 92—97.
LUBIMENKO, W. et MAIGE, A. 1907. Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées. Revue génér. de Bot., t. 19, S. 401—425, 433—458, 474—505, Taf. 1—5.
LUDWIGS, K. 1911. Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. Flora, Bd. 103, S. 385—440, 54 Fig.
LUNDEGÅRDH, H. 1909. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotyler Pflanzen. Svensk bot. Tidskrift, vol. 3, S. 78—124, Taf 2—3.
— 1910 a. Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, S. 285—378, Taf. 6—8, 5 Fig.
— 1910 b. Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*. Svensk bot. Tidskrift, vol. 4, S. 174—196, 11 Fig.
— 1912 a. Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 11, S. 373—542, Taf. 11—14.
— 1912 b. Om Protoplasmastrukturer. Svensk bot. Tidskrift, vol. 6, S. 41—63, 15 Fig.

LUDEGÅRDH, H. 1912c. Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Ein Beitrag zur Theorie der zytologischen Methodik. Archiv. mikrosk. Anatomie, Bd. 80, Abt. I, S. 223—273.

— 1912d. Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, S. 236—282, Taf. 2, 8 Fig.

— 1913a. Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, S. 205—330, Taf. 17—19.

— 1913b. Die Morphologie des Kerns und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen. Arkiv f. Bot., Bd. 12, Nr. 8, 41 S., 2 Taf., 2 Fig.

— 1914a. Zur Mechanik der Kernteilung. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 8, S. 161 bis 180, 18 Fig.

— 1914b. Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 13, S. 145—157, Taf. 4.

— 1914c. Das Wachstum des Vegetationspunktes. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 77—83, 3 Fig.

— 1921/22. Zelle und Cytoplasma. Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 1, Lieferg. 1, S. 1—192, 94 Fig. Berlin.

LUNDSTRÖM, A. N. 1879. Jakttagelser af celldelning på lefvande material. Bot. Notis., S. 113—119.

LUSKA, FR. 1914. Morphologisch-biologische Untersuchungen über die färbbaren Körnchen im Inhalte des *Micrococcus ochraceus*. Ein experimenteller Beitrag zur Kernfrage bei den Bakterien. Archiv f. Prostistenkd., Bd. 33, S. 272—312, Taf. 19—21.

LUTMAN, B. F. 1911a. Cell and nuclear division in *Closterium*. Bot. Gaz., vol. 51, S. 401—430, Taf. 22—23, 1 Fig.

— 1911b. Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Trans. Wisconsin Acad. Scienc., Arts and Letters, vol. 6, pt. 2, S. 1191—1244, Taf. 87—94.

LUTZ, A. M. 1907. A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. Science N. Ser., vol. 26, S. 151—152.

— 1908. Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras*. Science N. Ser., vol. 27, S. 335.

— 1909. Notes on the first generation hybrid of *Oenothera lata* × *O. gigas*. Science N. Ser., vol. 29, S. 263—267.

— 1912. Triploid mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl., Bd. 32, S. 385—435, 7 Fig.

— 1916. *Oenothera* mutants with diminutive chromosomes. Amer. Journ. Bot., vol. 3, S. 502—526, Taf. 24, 7 Fig.

— 1917a. Fifteen- and sixteen-chromosome *Oenothera* mutants. Amer. Journ. Bot., vol. 4, S. 53—111, Fig. 1—9.

— 1917b. Characters indicative of the number of somatic chromosomes present in *Oenothera* mutants and their hybrids. Amer. Natural., vol. 51, S. 375—377.

LUTZ, L. Sur une caryomixie anormale dans la chlamydospore du *Penicillium glaucum*. Bull. soc. botan. France, t. 68, S. 169—171.

LYON, FL. M. 1898. A contribution to the life history of *Euphorbia corollata*. Bot. Gaz., vol. 25, S. 418—426, Taf. 22—24.

— 1901. A study of the sporangia and gametophytes of *Selaginella apus* and *Selaginella rupestris*. Bot. Gaz., vol. 32, S. 124—141, 170—194, Taf. 5—9.

— 1904a. The embryogeny of *Gingko*. Minnesota bot. Studies, vol. 3, S. 275—290, Taf. 29—43, 4 Diagr.

— 1904b. The evolution of the sex organs of plants. Bot. Gaz., vol. 37, S. 280 bis 293, 16 Fig.

— 1905. The spore coats of *Selaginella*. Bot. Gaz., vol. 40, S. 285—295, Taf. 10 bis 11.

MAC ALLISTER, F. 1909. The development of the embryosac of *Smilacina stellata*. Bot. Gaz., vol. 48, S. 200—215, Taf. 15.

— 1912. Nuclear division in *Spirogyra setiformis*. Science N. Ser., vol. 35, S. 154 bis 155.

— 1913a. Nuclear division in *Tetraspora lubrica*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 681 bis 696, Taf. 56.

— 1913b. On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. Trans. Wisconsin Acad. Scienc., Arts and Letters, vol. 17, S. 599—660, Taf. 56—58.

Mac Allister, F. 1914. The development of the embryo sac in the *Convallariaceae*. Bot. Gaz., vol. 58, S. 137—153, Taf. 6—7.

— 1916. The morphology of *Thallocarpus Curtisii*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 43, S. 117—126, Taf. 4.

Macallum, A. B. 1892. On the demonstration of the presence of iron in chromatin by microchemical methods. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 50, S. 277—286.

— 1896. On the distribution of assimilated iron compounds, other than haemoglobin and haematins in animal and vegetable cells. Quart. Journ. of microscop. Sci., vol. 38, S. 175—274, Taf. 10—12.

— 1898. On the detection and localisation of phosphorus in animal and vegetable tissues. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 63, S. 467—479.

— 1899. On the cytology of non-nucleated organisms. Univ. of Toronto Studies. Transact. of Canad. Inst., vol. 6, S. 439—506, 1 Taf.

— 1908 a. Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung. Ergebn. d. Physiol., Bd. 7, S. 552—652.

— 1908 b. Cellular osmosis and heredity. Proc. Roy. Soc. Canada, III. ser., vol. 2, sect. 4, S. 145—163.

— 1910. Surface tension in relation to cellular processes. Science N. Ser., vol. 32, S. 449—458, 492—501.

Mac Avoy, B. 1912. The reduction division in *Fuchsia*. Ohio Nat., vol. 13, S. 1—18, Taf. 1—2.

— 1913. The reduction division in the microsporocytes of *Oenothera biennis*. Ohio Nat., vol. 14, S. 189—194, Taf. 9—11.

Macchiati, L. 1898. Über die Biologie des *Bacillus Baccarinii* Macchiati. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 4, S. 332—340.

Mac Clendon, J. F. 1912. The osmotic and surface tension phenomena of living elements and their physiological significance. Biol. Bull. of the Marine Biol. Labor. Woods Hole, vol. 22, S. 113—162.

Mac Clung, C. E. 1905. The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull., vol. 9, S. 304—340.

Mac Comb, A. 1900. The development of the karyokinetic spindle in vegetative cells of higher plants. Bull. Torrey bot. Club, vol. 27, S. 451—459, Taf. 24—25.

Mac Cormick, A. 1912. Development of the zygospore of *Rhizopus nigricans*. N. Pr. Bot. Gaz., vol. 53, S. 67—68.

— 1914. A study of *Symphyogyna aspera*. Bot. Gaz., vol. 58, S. 401—418, Taf. 30—32.

Mac Cubbin, W. A. 1910. Development of the *Helvellineae*. I. *Helvella elastica*. Bot. Gaz., vol. 49, S. 195—206, Taf. 14—16, 1 Fig.

Mac Dougal, D. T. 1915. The experimental modification of germ-plasm. Ann. Missouri bot. Garden., vol. 2, S. 253—274, 4 Fig.

Macfarlane, J. M. 1881. The structure and division of the vegetable cell. Transact. Bot. Soc. Edinburgh, vol. 14, S. 192—219, 2 Taf.

— 1902. Current problems in plant cytology. Contrib. Bot. Labor. Univ. Pennsylv., vol. 2, S. 183—204, Taf. 18.

Mac Kenney, R. E. B. 1898. Observations on the development of some embryo-sacs. Public. Univ. Pennsylvania N. Ser., Nr. 5, Contrib. Bot. Labor., vol. 2, Nr. 1, S. 80—86, Taf. 11.

Mac Lean, R. C. 1914. Amitosis in the parenchyma of water-plants. Proc. Cambridge phil. Soc., vol. 17, S. 380—382, 1 Fig.

Mac Millan, C. 1898. The orientation of the plant egg and its ecological significance. Bot. Gaz., vol. 25, S. 301—323, 10 Fig.

Macpherson, G. E. 1921. Comparison of development in dodder and morning glory. Bot. Gaz., vol. 71, S. 392—398, Taf. 25—27.

Magnus, P. 1901. Über eine neue unterirdisch lebende Art der Gattung *Urophlyctis*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. (145)—(153), Taf. 27.

Magnus, W. 1900. Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia Nidus avis* L. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, S. 205—272, Taf. 4—6.

— 1913. Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen (unter Mith. von El. Werner). Flora, Bd. 105, S. 275—336, Taf. 11—14, 41 Fig.

— 1914. Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. 160 S., 4 Taf., Jena.

Maige, A. 1909. Sur la formation des chromosomes hétérotypiques chez l'*Asphodelus microcarpus*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 149, S. 1084—1086.

Maige, A. 1914. Formation des chromosomes hétérotypiques chez l'*Asphodelus microcarpus*. Rev. génér. Bot., vol. 25 B., S. 495—501, Taf. 16.
Maire, R. 1898. Note sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des sporidies-levûres chez l'*Ustilago Maydis*. Bull. Soc. mycol. France, t. 14, S. 161—173, Taf. 12.
— 1900 a. Sur la cytologie des Hymenomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 131, S. 121—124.
— 1900 b. Sur la cytologie des Gastromycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 131, S. 1246—1248.
— 1900 c. L'évolution nucléaire chez les *Endophyllum*. Journ. de Bot., t. 14, S. 80 bis 97, 369—382, Taf. 3.
— 1902. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse Paris, 209 S., 8 Taf.
— 1903. Recherches cytologiques sur le *Galactinia succosa*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 137, S. 769—771.
— 1904 a. Sur l'existence des corps gras dans les noyaux végétaux. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 56, S. 736—737.
— 1904 b. Sur les divisions nucléaires dans l'asque de la Morille et de quelques autres Ascomycètes. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 56, S. 822—824.
— 1905 a. La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 140, S. 950—952.
— 1905 b. Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. Annal. mycol., vol. 3, S. 123—154, Taf. 3—5.
— 1905 c. La mitose hétérotypique et la signification des protochromosomes chez les Basidiomycètes. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 58, S. 726—728.
— 1911. La biologie des Urédinales. Progr. rei bot., vol. 4, S. 109—162.
— et Tison, A. 1909. La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des *Phytomyxinae*. Annal. mycol., vol. 7, S. 226—253, Taf. 4—6.
— — 1911 a. Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées. Annal. mycol., vol. 9, S. 226—246, Taf. 10—14.
— — 1911 b. Recherches sur quelques Cladochytriacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, S. 106—107.
Malinowski, E. 1913 a. Sur la division des noyaux dans les basides et sur le passage de la chromatine dans les spores chez *Cyathus olla* (Batsch). C. R. Soc. Sc. Varsovie, 6 année, fasc. 7, S. 582—597, 2 Taf.
— 1913 b. Les phénomènes de la correlation chez *Ceratium hirundinella* Schrank. Kosmos Lwów, S. 1239—1243. (Polnisch, s. Rés. in Bot. Centralbl., Bd. 126, S. 411).
— 1920. Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 22, S. 225—235.
Maltaux, M. u. Massart, J. 1906. Sur les excitants de la division cellulaire. Rec. Inst. Bot. Bruxelles, t. 6, S. 369—421, 5 Taf.
Malte, M. O. 1908. Om cellkärnans byggnad hos Euphorbiaceerna. Bot. Notiser, S. 75—87, 14 Fig.
— 1910. Embryologiska och cytologiska undersökningar öfver *Mercurialis annua* L. Lund, 96 S., 3 Taf.
Maneval, W. E. 1914. The development of *Magnolia* and *Liriodendron* including a discussion of the primitiveness of the *Magnoliaceae*. Bot. Gaz., vol. 57, S. 1—31, Taf. 1—3.
Mangenot, G. 1919 a. Sur la formation des asques chez *Endomyces Lindneri* (Saito). C. R. Soc. Biol. Paris, t. 82, S. 230—232, 5 Fig.
— 1919 b. Sur la formation des asques chez *Endomyces Lindneri* (Saito). C. R. Soc. Biol. Paris, t. 82, S. 477—479, 20 Fig.
— 1921. La structure des anthérozoides des Fucacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 1198—1200.
Mangin, L. 1911. A propos de la division chez certains Peridiniens. Vol. publ. en souvenir de Louis Olivier. Sep., 5 S., Paris.
Mann, G. 1892. The embryosac of *Myosurus minimus* L., a cell study. Transact. and proceed. of Bot. Soc. of Edinburgh, vol. 29, S. 351—428, Taf. 3 a—4.
— 1893. Heredity and its bearings on the phenomena of atavism. Proceed. Roy. Physic. Soc. Edinburgh, vol. 12, S. 125—147, 3 Fig.
Marchal, El. u. Em. 1906. Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mém. cour. Cl. d. Scienc. Acad. royale Belgique, Sér. 2, t. 1, 50 S.

MARCHAL, EL. u. EM. 1907. Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Acad. Roy. Belgique (Cl. d. Sc.), Nr. 7, S. 765—789.
— — 1909. Aposporie et sexualité chez les mousses II. Bull. Acad. Roy. Belgique (Cl. d. Sc.), Nr. 12, S. 1249—1288.
— — 1911. Aposporie et sexualité chez les mousses III. Bull. Acad. Roy. Belgique (Cl. d. Sc.), Nr. 9—10, S. 750—778, 1 Taf.
MARCHAL, EM. 1912. Recherches cytologiques sur le genre „*Amblystegium*". Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique, t. 51 (vol. jubilaire), S. 189—203, 1 Taf.
MARCHAND, H. 1913. La conjugaison des spores chez les levûres. Rev. génér. de Bot., t. 25, S. 207—222, 5 Fig.
MARPMANN, G. 1902. Über Hefen und über den Zellkern bei Saccharomyceten und Bakterien. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 9, S. 357—361.
MARQUETTE, W. 1907. Manifestations of polarity in plant cells which apparently are without centrosomes. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 21, Abt. I, S. 281—303, Taf. 13.
— 1908. Concerning the organization of the spore mothercells of *Marsilia quadrifolia*. Trans. Wisconsin Acad. of Scienc., Arts and Letters, vol. 16, S. 81—106, Taf. 8—9.
— 1911. Note concerning the discovery of the nucleus. Bot. Gaz., vol. 51, S. 461 bis 463.
MARTIN, J. N. 1914. Comparative morphology of some *Leguminosae*. Bot. Gaz., vol. 58, S. 154—167, Taf. 8—11.
MARTINS MANO, TH. 1904. Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. Cellule, vol. 22, S. 57—77, 4 Taf.
— 1909. La microsporogénèse dans le *Funkia ovata*. Broteria, sér. Bot., vol. 8, S. 66—75, Taf. 8.
MARX, F. A. 1892. Untersuchungen über die Zellen der Oscillarien. Diss. Erlangen, 25 S., 1 Taf.
MASCRÉ, M. 1919 a. Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 168, S. 1120—1122, 4 Fig.
— 1919 b. Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 168, S. 1214—1216.
MASING, E. 1910 a. Zur Frage der Bedeutung des Eisens für die tierischen Oxydationen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 66, S. 262—264.
— 1910 b. Über das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigeleies. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 67, S. 161—173.
MASSART, J. 1898. La cicatrisation chez les végétaux. Mém. cour. et autr. mém. publ. par l'Acad. roy. de Belgique, t. 57, 68 S., 57 Fig.
— 1901. Recherches sur les organismes inférieurs. V. Sur le protoplasme des Schizophytes. Mém. cour. et autr. mém. publ. par l'Acad. roy de Belgique. t. 61, 54 S., 6 Taf.
— 1905. La base matérielle de l'hérédité et la variabilité, d'après les dernières recherches des cytologistes. Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles, vol. 63, S. 312—320.
MASSEE, G. 1905. On the presence of binucleate cells in the Ascomycetes. Ann. of Bot., vol. 19, S. 325—326, 1 Fig.
MATRUCHOT u. MOLLIARD. 1900 a. Sur certains phénomènes présentés par les noyaux sous l'action du froid. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 130, S. 788—791.
— — 1900 b. Modifications de structures observées dans les cellules subissant la fermentation propre. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 130, S. 1203—1205.
— — 1901. Sur l'identité des modifications de structure produites dans les cellules végétales par le gel, la plasmolyse et la fanaison. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 132, S. 495—498.
— — 1902 a. Modifications produites par le gel, dans la structure des cellules végétales. Rev. génér. de Bot., t. 14, S. 401—419, 463—482, 522—538, Taf. 12—14.
— — 1902 b. Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif. Rev. génér. de Bot.. t. 14, S. 193—210, 254—268, 316—332, Taf. 7—9.
— — 1903. Recherches sur la fermentation propre. Rev. génér. de Bot., t. 15, S. 193—220, 253—274, 310—327, Taf. 10—13, 9 Fig.
MATSCHEK, H. 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch., Bd. 5, S. 36—119, Taf. 4—8, 30 Fig.
MAUPAS, E. 1879 a. Sur la position systématique des Volvocinées, et sur les limites du règne végétal et du règne animal. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 88, S. 1274—1277.

MAUPAS, E. 1879 b. Sur quelques protorganismes animaux et végétaux multinucléés. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 89, S. 250—253.
— 1888. Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Archiv. de Zoolog. expériment., sér. II, t. 6, S. 165—277, Taf. 9—12.
MEEK, C. F. U. 1912. A metrical analysis of chromosome complexes, showing correlation of evolutionary development and chromatin thread-width throughout the animal kingdom. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 203, S. 1—74, Taf. 1—5, 13 Fig.
— 1913. The problem of mitosis. Quart. Journ. micr. Scienc. N. Ser., vol. 58, S. 567—593.
— 1919. A further study of chromosome dimensions. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B., vol. 91, S. 157—165, Taf. 2—3.
MEIER, H. F. A. 1921. Effect of direct current on cells of root tips of Canada field pea. Bot. Gaz., vol. 72, S. 113—138, Taf. 2—3, 3 Fig.
MELCHIOR, H. 1921. Über den anatomischen Bau der Saugorgane von *Viscum album* L. Beitr. allgem. Bot., Bd. 2, S. 55—87, 15 Fig.
MELIN, E. 1915. Die Sporogenese von *Sphagnum squarrosum* PERS. nebst einigen Bemerkungen über das Antheridium von *Sphagnum acutifolium* EHRB. Svensk bot. Tidskrift, vol. 9, S. 261—293, Taf. 1, 2 Fig.
— 1916. Über das Archegonium von *Sphagnum squarrosum* PERS. Svensk bot. Tidskrift, vol. 10, S. 289—311, 6 Fig.
MENCL, E. 1904. Einige Beobachtungen über die Struktur und Sporenbildung bei symbiotischen Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 12, S. 559—574, 1 Taf.
— 1906. Cytologisches über die Bakterien der Prager Wasserleitung. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 15, S. 544—564, 4 Taf.
— 1907 a. Nachträge zu den Strukturverhältnissen von *Bacterium gammari* VEJD. Archiv f. Protistenkd., Bd. 8, S. 259—281, Taf. 10.
— 1907 b. Eine Bemerkung zur Organisation der *Periplaneta*-Symbionten. Archiv f. Protistenkd., Bd. 10, S. 188—198, Taf. 5.
— 1909. Die Bakterienkerne und die „cloisons transversales" GUILLIERMONDS. Archiv f. Protistenkd., Bd. 16, S. 62—70.
— 1910. Über den Kern und seine Teilung bei Sarcinen und *Micrococcus ochraceus (butyricus)*. Archiv f. Prostistenkd., Bd. 19, S. 127—143, Taf. 4.
— 1911 a. Nachträge zu den Kernstrukturen und Kernäquivalenten bei Bakterien. Archiv f. Protistenkd., Bd. 21, S. 255—262, Taf. 24.
— 1911 b. Die Kernäquivalente und Kerne bei *Azotobacter chroococcum* und seine Sporenbildung. Archiv f. Protistenkd., Bd. 22, S. 1—19, Taf. 1.
MERRELL, W. D. 1900. A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., vol. 29, S. 99—133, Taf. 3—10.
MERRIMAN, M. L. 1904. Vegetative cell division in *Allium*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 178 bis 207, Taf. 11—13, 1 Fig.
— 1906. Nuclear division in *Zygnema*. Bot. Gaz., vol. 41, S. 43—52, Taf. 3—4.
— 1913. Nuclear division in *Spirogyra crassa*. Bot. Gaz., vol. 56, S. 319—330, Taf. 11—12.
— 1916. Nuclear division of *Spirogyra*. II. Nuclear division in *S. bellis*. Bot. Gaz., vol. 61, S. 311—324, Taf. 18—20.
— 1920. Studies in the conjugation of *Spirogyra ternata*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 47, S. 9—20, 3 Fig.
MERTON, H. 1908. Über den Bau und die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90, S. 445—477, Taf. 27—28, 2 Fig.
MERZ, W. 1897. Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen. Flora, Bd. 84, S. 69—87, 34 Fig.
METCALF, H. 1902. Certain problems relating to the individuality of chromosomes. Proceed. Nebraska Acad. of Sc., vol. 7, S. 109—111.
METZ, CH. W. 1916 a. Chromosome studies on the *Diptera* II. The paired association of chromosomes in the *Diptera*, and its significance. Journ. of exper. Zoolog., vol. 21, S. 213—280, Taf. 1—8.
— 1916 b. Chromosome studies on the *Diptera* III. Additional types of chromosome groups in the *Drosophilidae*. Americ. Natural., vol. 50, S. 587—599, 2 Taf. (im Text).
MEUNIER, A. 1887. Le nucléole des *Spirogyra*. Cellule, t. 3, S. 333—410, 2 Taf.
MEVES, FR. 1897. Zellteilung. Ergebn. Anat. u. Entwicklgsgesch., Bd. 6, S. 285—390, 1 Fig.

MEVES, FR. 1899. Zellteilung. Ergebn. Anat. u. Entwicklgsgesch., Bd. 8, S. 430 bis 542, 2 Fig.
— 1902. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklgsgesch., Bd. 61, S. 1—84, Taf. 1—8.
— 1904. Über das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 284—286, Taf. 16.
— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 612—619, 1 Fig.
— 1918a. Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. Archiv f. mikr. Anatom., Bd. 91, Abt. II, S. 272—311, Taf. 11—12, 18 Fig.
— 1918b. Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 92, Abt. II, S. 41—136.
MEYEN, F. J. F. 1827. Über das Genus *Spirogyra* LK., und über die Bewegung und Metamorphose der *Sp. princeps* insbesondere. Linnaea, vol. 2, S. 410—432, Taf. 7.
— 1828. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Inhalt der Pflanzenzellen. 92 S., Berlin.
— 1837. Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. I, 440 S., 6 Taf., Berlin.
MEYER, A. 1883. Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Beitrag zur Kenntnis des Chlorophyllkornes der Angiospermen. 91 S., 3 Taf., Leipzig.
— 1897. Studien über die Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Bakterien, ausgeführt an *Astasia asterospora* A. M. und *Bacillus tumescens* Zopf. Flora, Bd. 84, S. 185—248, Taf. 6.
— 1899. Über Geißeln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung der Bakterien. Flora, Bd. 86, S. 428—468, Taf. 21.
— 1903. Besprechung der Arbeit von SCHAUDINN: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen I. Bot. Ztg., Bd. 61, II. Abt., Sp. 1—5.
— 1904. Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg., Bd. 62, I. Abt., S. 113—152, Taf. 5.
— 1908. Der Zellkern der Bakterien. Flora, Bd. 98, S. 335—340, 3 Fig.
— 1911. Notiz über das Aussehen der Bakterien im Ultramikroskop. Archiv f. Protistenkd., Bd. 24, S. 76—79, 4 Fig.
— 1912. Die Zelle der Bakterien, vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle. 285 S., 1 Taf., 34 Fig., Jena.
— 1915. Die in den Zellen vorkommenden Eiweißkörper sind stets ergastische Stoffe. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 33, S. 373—379.
— 1917a. Die biologische Bedeutung der Nukleolen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 35, S. 333—338.
— 1917b. Das ergastische Organeiweiß und die vitülogenen Substanzen der Palisadenzellen von *Tropaeolum maius*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 35, S. 658 bis 673, 4 Fig.
— 1918. Die biologische Bedeutung der Nukleolen. Zool. Anzeiger, Bd. 49, S. 309—314.
— 1920. Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Teil. 629 S., 205 Fig. Jena.
MEYER, F. J. 1918. Der Generationswechsel bei Pflanzen und Tieren als Wechsel verschiedener Morphoden. Biol. Centralbl., Bd. 38, S. 505—522.
MEYER, JOH. 1915. Die *Crataegomespili* von Bronvaux. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 13, S. 193—233, 21 Fig.
MEYER, K. 1906. Die Entwicklungsgeschichte der *Sphaeroplea annulina* AG. Bull. d. Soc. Impér. Natur. Moscou. N. sér., t. 19, S. 60—84, Taf. 3—4.
— 1909. Untersuchungen über *Thismia clandestina*. Bull. d. Soc. Impér. Natur. Moscou. N. sér., t. 23, S. 1—18, Taf. 1—2.
— 1911. Untersuchungen über den Sporophyten der Lebermoose. Bull. d. Soc. Impér. Natur. Moscou. N. sér., t. 25, S. 263—286, Taf. 7, 22 Fig.
— 1913. Über die *Microspora amoena* (KÜTZ.) RAB. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 31, S. 441—448, Taf. 17.
MEZ, C. 1918. Über den Ursprung des Tierreichs aus dem Pflanzenreich. Schrift. d. Physik.-ökonom. Gesellschaft Königsberg, Bd. 59, S. 137—142.
MICHAELIS, L. 1920. Der heutige Stand der allgemeinen Theorie der histologischen Färbung. Archiv f. mikr. Anat. Festschr. O. HERTWIG, S. 580—603.

MICHELL, M. R. 1915. The embryosac and embryo of *Striga lutea.* Bot. Gaz., vol. 59, S. 124—135, Taf. 8—9.
— 1916. The embryosac of *Richardia africana* KTH. Bot. Gaz., vol. 61, S. 325 bis 336, Taf. 21—23.
MIEHE, H. 1899. Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. (Diss. Bonn). Bot. Centralbl., Bd. 78, S. 321—330, 353—359, 385—393, 1 Taf.
— 1901. Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, Bd. 88, S. 105 bis 142, Taf. 11.
— 1918. Anatomische Untersuchung der Pilzsymbiose bei *Casuarina equisetifolia* nebst einigen Bemerkungen über das Mykorrhizenproblem. Flora, Bd. 111/112 (Festschr. f. STAHL). S. 431—449, Taf. 6, 2 Fig.
— 1919. Taschenbuch der Botanik. 2. Aufl., I. Teil, 167 S., 298 Fig. Leipzig.
MIESCHER, F. 1871. Chemische Zusammensetzung der Eiterzelle. HOPPE-SEYLERS Med. chem. Untersuch., S. 441—460.
— 1874. Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere. Verh. naturf. Ges. Basel, Bd. 6, S. 138—208, Taf. 1.
MIGULA, W. 1888. Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Diss. Breslau, 39 S., 1 Taf.
— 1894. Über den Zellinhalt von *Bacillus oxalaticus* ZOPF. Arb. bakt. Inst. Hochsch. Karlsruhe, Bd. 1, 11 S., Taf. 2.
— 1897. System der Bakterien. Band I. 368 S., 6 Taf. Jena.
— 1898. Weitere Untersuchungen über *Astasia asterospora.* Flora, Bd. 85, S. 141 bis 150, 3 Fig.
MIRANDE, R. 1913. Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les *Siphonales.* Ann. sc. nat. Sér. IX Bot., t. 18, S. 147—264, 47 Fig.
MITROPHANOW, P. 1893. Etude sur l'organisation des Bactéries. Journ. internat. d'Anat. et de Physiol., t. 10, fasc. 11, S. 1—57, Taf. 18—19.
— 1898. Beobachtungen über die Diatomeen. Flora, Bd. 85, S. 293—314.
MITZKEWITSCH, L. 1898. Über die Kernteilung bei *Spirogyra.* Flora, Bd. 85, S. 81 bis 124, Taf. 5.
— 1899. Über die Kern- und Zellteilung bei *Oedogonium.* Sitz.-Ber. Warschau naturf. Ges., 18 S., 1 Taf. (Russisch).
MIYAJI, Y. 1913. Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten. Bot. Mag. Tokyo, vol. 27, S. (443)—(460), 8 Fig. (Japanisch).
MIYAKE, K. 1901. The fertilization of *Pythium de Baryanum.* Ann. of Bot., vol. 15, S. 653—667, Taf. 36.
— 1903a. On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa.* Ann. of Bot., vol. 17, S. 351—372, Taf. 16—17.
— 1903b. Contribution to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea.* Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 14, S. 134—144, Taf. 6—8.
— 1905a. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 83—120. Taf. 3—5.
— 1905b. On the centrosome of *Hepaticae.* Prel. note. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 19, S. 98—101.
— 1906. Über die Spermatozoiden von *Cycas revoluta.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 78—83, Taf. 6.
— 1911. The development of the gametophytes and embryogeny in *Cunninghamia sinensis.* Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 27, I. Abt., S. 1—25, Taf. 1—5, 2 Fig.
— u. YASUI, K. 1911. On the gametophytes and embryo of *Pseudolarix.* Ann. of Bot., vol. 25, S. 639—647, Taf. 48.
MODILEWSKI, J. 1908a. Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora, Bd. 98, S. 423—470, 71 Fig.
— 1908b. Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26a, S. 550—556, Taf. 11.
— 1909a. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 27 S. 21—26, Taf. 1.
— 1909b. Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 27, S. 287—292, Taf. 13.
— 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 28, S. 413—418, Taf. 12.

MODILEWSKI, J. 1911. Über die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. 430 bis 436, Taf. 15.
— 1918. Cytological and embryological studies on *Neottia nidus avis* (L.) RICH. Abhandl. Naturforsch. Gesellsch. Kiew, t. 26, Bd. 2, 55 S., 2 Taf. (Russisch m. englischem Résumé.)
MÖBIUS, M. 1920. Über die Größe der Chloroplasten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 38, S. 224—232.
MÖLLER, H. 1892. Über den Zellkern und die Sporen der Hefe. Centralbl. f. Bakt., Bd. 12, S. 537—550, 1 Taf.
— 1893. Neue Untersuchungen über den Zellkern und die Sporen der Hefen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, S. 402—409, Taf. 19.
v. MOHL, H. 1845a. Über die Entwicklung der Sporen von *Anthoceros laevis*. Verm. Schriften botan. Inhalts. Tübingen. S. 84—93, Taf. 4 (abgedruckt aus der Linnaea 1839).
— 1845b. Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. (Umarbeitung e. Dissert. von 1835.) Verm. Schriften bot. Inhalts. Tübingen. S. 362—371, Taf. 13.
— 1846. Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Bot. Ztg., Bd. 4, Sp. 73 bis 78, 89—94.
DE MOL, W. E. 1921. De l'existence de variétés hétéroploides de *l'Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Diss. Zürich. 100 S., 13 Taf.
MOLISCH, H. 1888. Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math. natur. Kl., I. Abt., Bd. 97, S. 264—299, 2 Taf.
— 1899. Über Zellkerne besonderer Art. Bot. Ztg., Bd. 57, I. Abt., Sp. 185—191, Taf. 6.
— 1901. Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. 111 S., 33 Fig. Jena.
— 1913. Mikrochemie der Pflanzen. 395 S., 116 Fig. Jena.
— 1918. Über Kieselkörper in der Epidermis von *Campelia Zanonia* RICH. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, S. 277—281, Taf. 9.
MOLL, J. W. 1893. Observations sur la caryocinèse chez les *Spirogyra*. Archives Néerland., t. 28, S. 312—357, 2 Taf.
MOLLIARD, M. 1895. Recherches sur les cécidies florales. Ann. sc. nat. Sér. VIII Bot., t. 1, S. 67—245, Taf. 3—14.
— 1897. Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. génér. Bot., t. 9, S. 33—44, Taf. 5—6.
— 1899. Sur les modifications histologiques produites dans les tiges par l'action des *Phytoptus*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 129, S. 841—844.
— 1900. Sur quelques charactères histologiques des cécidies produites par *l'Heterodera radicicola* GREFF. Revue génér. Bot., t. 12, S. 157—165, Taf. 16, 1 Fig.
— 1904. Structure de quelques Tylenchocécidies foliaires. Bull. Soc. bot. France, vol. 51, S. CI—CXII, 5 Fig.
— 1907. Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. Etude d'anatomie expérimentale. Revue génér. Bot., t. 19, S. 242 bis 291, 329—349, 357—391, Taf. 8—10 u. 13, 52 Fig.
MONTANELLI, R. 1907. Sulla divisione delle cellule madri del polline nelle *Cucurbitaceae*. N. Pr. Bulletino Soc. Bot. Ital., S. 116—119.
MONTGOMERY, T. H. 1901a. The spermatogenesis of *Peripatus (Peripatopsis) balfouri* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontogen., Bd. 14, S. 277—368, Taf. 19—25.
— 1901b. A study of the chromosomes of the germ cells of *Metazoa*. Transact. Amer. Phil. Soc., vol. 20, S. 154—236, Taf. 4—8.
— 1904. Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells. Biol. Bull., vol. 6, S. 137—158.
— 1910. On the dimegalous sperm and chromosomal variation of *Euschistus*, with reference to chromosomal continuity. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 120—145, Taf. 9—10, 1 Fig.
MOORE, A. C. 1903. The mitoses in the spore mother-cell of *Pallavicinia*. Bot. Gaz., vol. 36, S. 384—388, 6 Fig.
— 1905. Sporogenesis in *Pallavicinia*. Bot. Gaz., vol. 40, S. 81—96, Taf. 3—4.
MOORE, J. E. S. 1895. On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. of Bot., vol. 9, S. 431—439.

MOREAU, F. 1911a. Première note sur les Mucorinées. Le noyau au repos — le noyau en division: mitose et amitose. Bull. soc. mycol. France, t. 27, S. 204—210.
— 1911b. Deuxième note sur les Mucorinées. Fusions de noyaux et dégénérescence nucléaire dans la zygospore. — Fusions de noyaux sans signification sexuelle. Bull. soc. mycol. France, t. 27, S. 334—341, 4 Fig.
— 1911c. Les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle chez quelques Mucorinées hétérogames. Bull. soc. bot. France, t. 58, S. 618—623, 4 Fig.
— 1913a. Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes. Thèse Paris. 136 S., 14 Taf.
— 1913b. Les karyogamies multiples de la zygospore de *Rhizopus nigricans*. Bull. soc. bot. France, t. 60, S. 121—123.
— 1913c. Etude histologique de la bulbillose des lames chez un Agaric. Bull. soc. mycol. France, t. 29, S. 341—344, 19 Fig.
— 1915a. A propos d'une note récente sur la cytologie du *Sporodinia grandis* LINK. Bull. soc. bot. France, t. 62, S. 64—68.
— 1915b. Sur la formation des spores du *Mucor Mucedo* L. Bull. soc. mycol. France, t. 31, S. 71—72.
— 1919. Une anomalie dans l'histoire nucléaire des spores de l'*Endophyllum Sempervivi* LÉV. Bull. Trimestr. Soc. Mycolog. France, t. 35, S. 98—101, 1 Fig.
— u. MADAME, F. 1915. L'évolution nucléaire et les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Peltigera*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 160, S. 526—528.
— — 1916. Les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Solorina*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 162, S. 793—795.
— — 1917. L'évolution nucléaire chez *l'Endophyllum sempervivi* LÉV. Bull. soc. Mycol. France, t. 33, S. 70—72, 6 Fig.
— — 1917b. L'écidiospore de *l'Endophyllum Euphorbiae-silvaticae* (DC) WINTER est-elle le siège d'une caryogamie? Bull. soc. mycol. France, t. 43, S. 97—99, 5 Fig.
— — 1918. Etude cytologique du développement de l'apothécie des Peltigéracées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 166, S. 178—179.
— — 1919. Recherches sur les Lichens de la famille des Peltigéracées. Ann. sci. Natur. Sér. X Bot., t. 1, S. 29—138, Taf. 1—13, 23 Fig.
MOREAU, Mad. F. 1911. Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée. Bull. soc. mycol. France, t. 27, S. 489—493, 1 Fig.
— 1913a. Le centrosome chez les Urédinées. Bull. soc. mycol. France, t. 29, S. 239—241.
— 1913b. Les phénomènes de la karyokinèse chez les Urédinées. Bull. soc. bot. France, t. 60, S. 138—141.
— 1914a. La mitose hétérotypique chez les Urédinées. Bull. soc. bot. France, t. 61, S. 70—74.
— 1914b. La mitose homéotypique chez le *Coleosporium Senecionis* PERS. Bull. soc. bot. France, t. 61, S. 4—5.
— 1914c. Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées. Thèse Paris. 143 S., 14 Taf., 3 Fig.
MORGAN, T. H. 1895. The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs. Archiv f. Entw. Mechan., Bd. 2, S. 268—280, Taf. 18.
— 1911a. Random segregation versus coupling in Mendelian inheritance. Science N. Ser., vol. 34, S. 384.
— 1911b. Chromosomes and associative inheritance. Science N. Ser., vol. 34, S. 636—638.
— 1917. The theory of the gene. Amer. Natural., vol. 51, S. 513—544, 9 Fig.
— 1918. Concerning the mutation theory. Scientific Monthly. S. 385—405, 7 Fig.
— 1919. The physical basis of genetics. Monographs of experimental biology. 305 pp. 117 Fig. Philadelphia u. London.
— , STURTEVANT, A. H. und BRIDGES, C. B. 1920. The evidence for the linear order of the genes. Proceed. Nation. Acad. of scienc., vol. 6, S. 162—164.
— , STURTEVANT, A. H., MULLER, H. J. u. BRIDGES, C. B. 1915, The mechanism of Mendelian heredity. 262 S., 64 Fig. New York.
MOROFF, TH. 1909. Oogenetische Studien. I. Copepoden. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, S. 432—493, Taf. 34—36, 11 Fig.
MOTTIER, D. M. 1892. On the development of the embryo-sac of *Arisaema triphyllum*. Bot. Gaz., vol. 17, S. 258—260, Taf. 18.

MOTTIER, D. M. 1893. On the embryo-sac and embryo of *Senecio aureus* L. Bot. Gaz., vol. 18, S. 245—253, Taf. 27—29.
— 1895. Contributions to the embryology of the *Ranunculaceae*. Bot. Gaz., vol. 20, S. 241—248, 296—304, Taf. 17—20.
— 1897. Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 30, S. 169 bis 204, Taf. 3—5.
— 1898a. Über das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 31, S. 125—158, Taf. 2—3.
— 1898b. Das Centrosom bei *Dictyota*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 16, S. 124—128, 5 Fig.
— 1899. The effect of centrifugal-force upon the cell. Ann. of Bot., vol. 13, S. 325 bis 361, Taf. 18.
— 1900. Nuclear and cell division in *Dictyota dichotoma*. Ann. of Bot., vol. 14, S. 163—192, Taf. 11.
— 1903. The behavior of the chromosomes in the spore-mother-cells of higher plants and the homology of the pollen and embryo-sac mother-cells. Bot. Gaz., vol. 35, S. 250—292, Taf. 11—14.
— 1904a. The development of the spermatozoid of *Chara*. Ann. of Bot., vol. 18, S. 245—254, Taf. 17.
— 1904b. Fecundation in plants. Publicat. Carnegie Institut. Washington No. 15, 187 S., 75 Fig.
— 1905. The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. Prel. comm. Bot. Gaz., vol. 40, S. 171—177.
— 1907. The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. Ann. of Bot., vol. 21, S. 309—347, Taf. 27—28.
— 1909. On the prophases of the heterotypic mitosis in the embryo-sac mother-cell of *Lilium*. Ann. of Bot, vol. 23, S. 343—352, Taf. 23.
— 1914. Mitosis in the pollen mother-cells of *Acer Negundo* L. and *Staphylea trifolia* L. Ann. of Bot., vol. 28, S. 115—133, Taf. 9—10.
— u. NOTHNAGEL, M. 1913. The development and behaviour of the chromosomes in the first or heterotypic mitosis of the pollen mother-cells of *Allium cernuum*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 40, S. 555—566, Taf. 23—24.
MRAZEK, A. 1910. Über geformte eiweißartige Inhaltskörper bei den Leguminosen. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 60, S. 198—201, 218—230, 312, Taf. 5.
MÜCKE, M. 1908a. Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus Calamus* L. Bot. Ztg., Bd. 66, I. Abt., S. 1—23, Taf. 1, 6 Fig.
— 1908b. Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung von *Achlya polyandra* DE BARY. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26a, S. 367—378, Taf. 6.
MÜHLSCHLEGEL, 1900. Über die Bildung und den Bau der Bakteriensporen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 6, S. 65—71, 97—108.
MÜLLER, CL. 1910. Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, S. 99—117, Taf. 1—3.
— 1912. Kernstudien an Pflanzen I u. II. Archiv f. Zellforsch., Bd. 8, S. 1—51, Taf. 1—2.
MULLER, H. J. 1916. The mechanism of crossing-over. Amer. Natural., vol. 50, S. 193—221, 284—305, 350—366, 421—434, 13 Fig.
— 1917. An *Oenothera*-like case in *Drosophila*. Proceed. Nation. Acad. of Sciences, vol. 3, S. 619—626.
— 1918. Genetic-variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. Genetics, vol. 3, S. 422—499, 1 Fig.
— 1920. Are the factors of heredity arranged in a line? Amer. Natural., vol. 54, S. 97—121, 4 Fig.
MURBECK, SV. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univers. Årsskrift, Bd. 36, Afd. 2, Nr. 7, 46 S., 6 Taf.
— 1902 a. Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes. Lunds Univers. Årsskrift, Bd. 38, Afd. 2. Nr. 2, 11 S., 1 Taf.
1902b. Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* KOCH. K. Sv. Vetensk. Ak. Handl., Bd. 36, Nr. 5, 21 S., 3 Taf. Stockholm.
— 1904. Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Botan. Notis., S. 285—296.

MURBECK, SV. 1916. Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. Lunds Univers. Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 12, Nr. 6, 28 S., 3 Taf., 6 Fig.
MURPHY, P. A. 1914. Morphology and cytology of the sexual organs of *Phytophthora erythroseptica* PETHYB. P. N., Ann. of Bot., vol. 28, S. 735—736.
— 1918. The morphology and cytology of the sexual organs of *Phytophthora erythroseptica* PETHYB. Ann. of Bot., vol. 32, S. 115—153, Taf. 2—3.
MURRILL, W. A. 1900. The development of the archegonium and fertilization in the Hemlock Spruce (*Tsuga canadensis* CARR.). Ann. of Bot., vol. 14, S. 583—607, Taf. 31—32.
NABOKICH, O. 1904. Über anaerobe Zellteilung. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 62—64.
NACHTSHEIM, H. 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Archiv f. Zellforsch., Bd. 11, S. 169—241, Taf. 7 bis 10, 6 Fig., 1 Tab.
— 1919. Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 20, S. 118—156, 12 Fig.
— 1920. Crossing-over-Theorie oder Reduplikationshypothese? Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 22, S. 127—141, 4 Fig.
— 1921 a. Sind haploide Organismen (Metazoen) lebensfähig? Biol. Centralbl., Bd. 41, S. 459—479, 1 Fig.
— 1921 b. Kern und Plasma in ihrer Bedeutung für die Vererbung. (Ref. über Vortrag Berlin.) Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 249—251 (s. a. Referat in Naturwiss., Bd. 9, S. 847—850).
NADSON, G. 1895. Über den Bau des Cyanophyceen-Protoplastes. Scripta Botanica St. Petersburg, t. 4, S. 157—232, Taf. 5. (Russisch m. deutsch. Résumé.)
— u. KONOKOTIN, A. G. 1912. *Guilliermondia*, eine neue Hefengattung mit heterogamer Kopulation. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 34, S. 241—242.
NAEGELI, K. 1844. Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. 1. Tl. Zeitschr. f. wiss. Bot., Bd. 1, S. 34—133, Taf. 1—2.
— 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 822 S., 36 Fig. München u. Leipzig.
NÄGLER, K. Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Archiv f. Protistenkd., Bd. 15, S. 1—53, Taf. 1—6.
— 1911. Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. II. Parasitische Chytridiaceen in *Euglena sanguinea*. Archiv f. Protistenkd., Bd. 23, S. 262—267, Taf. 12.
NAKANISHI, K. 1901. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakt. I. Abt., Bd. 30, S. 97—110, 145—158, 193—201, 225—232, 5 Taf.
NAKAO, M. 1911. Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. Journal coll. agricult. Tohoku Imp. Univers. Sapporo., vol. 4, pt. 3, S. 173—190, Taf. 10—13.
NAMIKAWA, I. 1919. Über das Öffnen der Antheren bei einigen Solanaceen. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 33, S. 62—69, 7 Fig.
NANNETTI, A. 1912. Sulle probabili cause della partenocarpia del *Solanum muricatum* AIT. N. Giornal. botan. Italiano. N. S., vol. 19, S. 93—111, Taf. 7, 3 Fig.
NATHANSON, A. 1900. Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, S. 48—79, Taf. 2—3.
— 1904. Kritische Bemerkungen zu VAN WISSELINGH: Über abnormale Kernteilung. Bot. Ztg., Bd. 62, II. Abt. Sp. 17—20.
— 1919. Über kapillar-elektrische Vorgänge in der lebenden Zelle. Kolloidchem. Beihefte, Bd. 11, S. 261—321.
NAWASCHIN, M. 1915. Haploide, diploide und triploide Kerne von *Crepis virens* VILL. Mém. Soc. Nat. Kiew, vol. 25. (Russisch).
NAWASCHIN, S. 1895 a. Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel (*Corylus Avellana*). Bot. Centralbl., Bd. 63, S. 104—106.
— 1895 b. Ein neues Beispiel der Chalazogamie. V. M. Bot. Centralbl., Bd. 63, S. 353—357.
— 1898 a. Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bull. Ac. Impér. d. sc. St. Pétersbourg. 5. sér., vol. 8, Nr. 5, S. 345—358, 1 Taf.
— 1898 b. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. Acad. Impér. d. sc. St. Pétersbourg, 5 sér., vol. 9, Nr. 4, S. 377—382.

NAWASCHIN, S. 1899. Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora Brassicae* WORON. im Laufe ihres intracellularen Lebens. Flora, Bd. 86, S. 404—427, Taf. 20.

— 1900. Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 18, S. 224—230, Taf. 9.

— 1909. Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 59, S. 457—467, Taf. 8.

— 1910. Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium Martagon*. Ann. jard. bot. de Buitenzorg, Suppl. 3 (Treub-Festschrift), S. 871—904, Taf. 33—34.

— 1911. Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica*. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. 437—449, Taf. 16.

— 1912. Über den Dimorphismus der Kerne in den somatischen Zellen bei *Galtonia candicans*. Bull. Acad. Impér. d. sc. St. Pétersbourg, Vol. 22, Nr. 4, S. 373—385, 5 Fig., 2 Tab., 3 Diagr. (Russisch).

— 1914. Sur quelques indices de l'organisation interne du chromosome. (Russisch).

— u. FINN, V. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. *Juglans regia* und *Juglans nigra*. Mém. Ac. Imp. d. sc. St. Pétersbourg, t. 31, Nr. 9, S. 1 bis 59, Taf. 1—4.

NĚMEC, B. 1897. Cytologische Untersuchungen von Vegetationspunkten der Pflanzen. Sitz-Ber. böhm. Ges. d. Wiss., Nr. 33 (Tschechisch m. Deutschem Rés.) ref. Bot. Jahresber. 1898, II, S. 197—198.

— 1898a. Über das Centrosoma der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen. Anat. Anzeiger, Bd. 14, S. 569—580, 18 Fig.

— 1898b. Über die Ausbildung der achromatischen Kernteilungsfigur im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe der höheren Pflanzen. Bot. Centralbl., Bd. 74, S. 1 bis 4, 8 Fig.

— 1898c. Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Sitz.-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. naturw. Kl. Nr. 4, 10 S., 1 Taf.

— 1898d. Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. Bull. intern. Acad. Sc. Bohème. Sep., 7 S., 2 Taf.

— 1899a. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Centralbl., Bd. 77, S. 241—251, 7 Fig.

— 1899b. Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen. Sitz-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl., Nr. 42, 15 S., 25 Fig.

— 1899c. Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, S. 313—336, Taf. 3.

— 1899d. Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. Flora, Bd. 86, S. 214—227, Taf. 13—14, 9 Fig.

— 1899e. Die Mykorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 17, S. 311—317, Taf. 24.

— 1900. Neue zytologische Untersuchungen. Beitr. z. wiss. Bot., herausgegeben von FÜNFSTÜCK, Bd. 4, S. 37—92, 71 Fig.

— 1901a. Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, S. 80—178, 36 Fig.

— 1901b. Über centrosomenähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 301—310, Taf. 15.

— 1901c. Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. 153 S., 3 Taf., 10 Fig. Jena.

— 1902. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, I. Sitz.-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl., Sep. 6 S.

— 1903a. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, II. Sitz.-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl., Sep. 9 S.

— 1903b. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, III. Sitz.-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl., Sep. 11 S.

— 1904a. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, S. 645—730, 157 Fig.

— 1904b. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, IV. Sitz-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl. Sep. 14 S., 14 Fig.

— 1904c. Über die Mykorrhiza bei *Calypogeia trichomanes*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 16, S. 253—268, Taf. 12.

— 1905. Studien über die Regeneration. 387 S., 180 Fig. Berlin.

— 1906. Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. V. M. Bull. intern. Acad. Sc. Bohême. Sep. 4 S.

NĚMEC, B. 1908. Über die Natur des Bakterienprotoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26a, S. 809—812.
— 1909. Zur Mikrochemie der Chromosomen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 27, S. 43—47.
— 1910a. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. 532 S., 119 Fig., 5 Taf. Berlin.
— 1910b. Über die Kernteilung bei *Cladophora*. Bull. intern. Acad. Sc. Bohême. Sep. 6 S., 1 Taf.
— 1910c. Über Degeneration der Zellkerne. Bull. intern. Acad. Sc. Bohême. Sep. 8 S., 1 Taf., 1 Fig.
— 1911a. Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. 21, S. 1—10, 6 Fig.
— 1911b. Zur Kenntnis der niederen Pilze I. Eine neue Chytridiacee. Bull. intern. Acad. d. Sc. Bohême. Sep. 19 S., Taf. 1—2, 6 Fig.
— 1912. Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. intern. Acad. d. Sc. Bohême. Sep. 17 S., 19 Fig.
— 1913. Zur Kenntnis der niederen Pilze V. Über die Gattung *Anisomyxa Plantaginis* n. g. n. sp. Bull. intern. Acad. d. Sc. Bohême. Sep. 15 S., 2 Taf., 7 Fig.
— 1915. Einiges über zentrifugierte Pflanzenzellen. Bull. internat. Acad. d. Sc. Bohême, vol. 20. Sep. 12 S., 10 Fig.
NESTLER, A. 1898. Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Kl., Abt. I, Bd. 107, S. 708—730, 1 Taf.
v. NEUENSTEIN, H. 1914. Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Archiv f. Zellforsch., Bd. 13, S. 1—91, 20 Fig.
NEUKIRCH, H. 1902. Über Actinomyceten. Diss. Straßburg, 72 S., 1 Taf.
NICHOLS, G. 1910. A morphological study of *Juniperus communis*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 25, Abt. I, S. 201—241, Taf. 8—17, 4 Fig.
NICHOLS, M. A. 1896. The morphology and development of certain Pyrenomycetous *Fungi*. Bot. Gaz., vol. 22, S. 301—328, Taf. 14—16.
NICHOLS, M. L. 1908. The development of the pollen of *Sarracenia*. Bot. Gaz., vol. 45, S. 31—44, Taf. 5.
NICHOLS, S. P. 1905. The nature and origin of the binucleated cells in some *Basidiomycetes*. Transact. Wisconsin Acad. Scienc., Arts and Letters, vol. 15, S. 30—70, Taf. 4—6.
NICOLOSI-RONCATI, F. 1912a. Contributo alla conoscenza citofisiologica delle glandule vegetali. Bull. Soc. Bot. Ital., S. 186—193.
— — 1912b. La cariocinesi nelle cellule vegetali. Stato attuale delle conoscenze e ricerche originali. Bull. Orto bot. Univers. Napoli, vol. 4, S. 1—120, 1 Taf.
NIENBURG, W. 1910. Die Oogonentwicklung bei *Cystosira* und *Sargassum*. Flora, Bd. 101, S. 167—180, Taf. 1—2, 9 Fig.
— 1914. Zur Entwicklungsgeschichte von *Polystigma rubrum* DC. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, S. 369—400, 17 Fig.
NITZSCHKE, J. 1914. Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf die Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. COHNs Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 12, S. 223—267, 26 Fig.
NOACK, K. L. 1921. Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 13, S. 1—35, Taf. 1—2, 3 Fig.
NOLL, F. 1903. Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl., Bd. 23, S. 281—297, 321—337, 401—427.
— 1907. Vorläufiger Abschluß der Versuche über die Geschlechtsbestimmung bei diöcischen Pflanzen. Sitzber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkde, A, S. 68—91.
NORÉN, C. O. 1907. Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. Upsala Univ. Årsskrift. Math. och naturvetensk. Afd., 64 S., 4 Taf.
— 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegoethea conspicua* LINDL. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 2, S. 101—122, Taf. 7—8, 3 Fig.
NOTHNAGEL, M. 1916. Reduction divisions in the pollen mother-cells of *Allium tricoccum*. Bot. Gaz., vol. 61, S. 453—476, Taf. 28—30, 1 Fig.
— 1918. Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain *Liliaceae*. Bot. Gaz., vol. 66, S. 143—161, Taf. 3—5.
NUSSBAUM, M. 1884. Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Archiv f. mikr. Anatom., Bd. 23, S. 155—213, Taf. 9—11.

OEHLKERS, F. 1916. Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 34, S. 223—227, 1 Fig.

OES, A. 1908. Über die Autolyse der Mitosen. Bot. Ztg., Bd. 66, I. Abt., S. 89—120, Taf. 5.

— 1910. Neue Mitteilungen über enzymatische Chromatolyse. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, S. 39—49, 6 Fig.

— 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen. Verh. Naturf. Ges. Basel, Bd. 25, S. 168—177, 20 Fig.

OLIVE, E. W. 1902. Monograph of the *Acrasieae*. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 30, S. 451—513, Taf. 5—8.

— 1905 a. Mitotic division of the nuclei of the *Cyanophyceae*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 18, Abt. I, S. 9—44, Taf. 1—2.

— 1905 b. The morphology of *Monascus purpureus*. Bot. Gaz., vol. 39, S. 56—60.

— 1906. Cytological studies on the *Entomophthoreae*. Bot. Gaz, vol. 41, S. 192—208, 229—261, Taf. 14—16.

— 1907 a. Cell and nuclear division in *Basidiobolus*. Annal. mycol., vol. 5, S. 404 bis 418, Taf. 10.

— 1907 b. Cytological studies on *Ceratiomyxa*. Transact. Wisconsin Acad. Scienc., Arts and Letters, vol. 15, S. 753—774, Taf. 47.

— 1908. Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. Ann. of Bot., vol. 22, S. 331—360, Taf. 22.

— 1913. Intermingling of perennial sporophytic and gametophytic generations in *Puccinia Podophylli*, *P. obtegens* and *Uromyces Glycirrhizae*. Annal. mycol., vol. 11, S. 297—311, Taf. 15.

OLIVE, F. W. 1888. On the structure, development and affinities of *Trapella* OLIV., a new genus of *Pedalineae*. Ann. of Bot., vol. 2, S. 75—115, Taf. 5—9, 1 Fig.

OLIVIER, L. 1882. Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux. Bull. Soc. bot. France, t. 29, S. 101—105, Taf. 1—3.

OLTMANNS, F. 1889. Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibl. bot., Bd. 3, Heft 14, 98 S., 15 Taf.

— 1895. Über die Entwickelung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Flora, Bd. 80, S. 388—420, Taf. 6—10.

— 1897. Über Scheincopulationen bei Ectocarpeen und anderen Algen. Flora, Bd. 83, S. 398—414, Taf. 7, 4 Fig.

— 1898 a. Die Entwickelung der Sexualorgane bei *Coleochaete pulvinata*. Flora, Bd. 85, S. 1—14, Taf. 1—2.

— 1898 b. Zur Entwickelungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg., Bd. 56, I. Abt., S. 99—140, Taf. 4—7.

— 1899. Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora, Bd. 86, S. 86—99, 16 Fig.

— 1904. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I, 733 S., 476 Fig. Jena.

— 1905. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. II, 443 S., 150 Fig., 3 Taf. Jena.

O'NEAL, C. E. 1920. Microsporogenesis in *Datura Stramonium*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 47, S. 231—241, Taf. 8—9.

OPPERMANN, M. 1904. A contribution to the life history of *Aster*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 353—362, Taf. 14—15.

ORMAN, E. 1912/13. Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (Ergastoplasme et Chondriosomes) dans les végétaux. I. Le sac embryonnaire des Liliacées. Cellule, t. 28, S. 365—441, Taf. 1—4.

OSAWA, J. 1912. Cytological and experimental studies in *Citrus*. Journ. College Agricult. Imp. Univ. Tokyo, vol. 4, S. 83—116, Taf. 8—12, 1 Fig.

— 1913 a. Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 10, S. 450—469, Taf. 37—38.

— 1913 b. On the development of the pollen-grain and embryo-sac of *Daphne*, with special reference to the sterility of *Daphne odora*. Journ. Coll. Agricult. Imp. Univ. Tokyo, vol. 4, S. 237—264, Taf. 25—27, 3 Fig.

— 1916. (Japanisch) in Bull. Imper. Agricult. Exper. Stat. Japan, vol. 1, Nr. 4.

OSBORN, T. G. B. 1911. *Spongospora subterranea* (WALLROTH) JOHNSON. Ann. of Bot., vol. 25, S. 327—341, Taf. 27.

OSTENFELD, C. H. 1919. Kimdannelse uden befrugtning og bastarddannelse hos nogle Kurvblomstrede samt disse forholds betydning for formernes constans. Aarsskrift Kgl. Veterin. og Landbohojskole, Kjobnhavn, S. 207—219, 1 Fig.

— 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* subgenus *Archhieracium*. Journ. of Genetics, vol. 11, S. 117—122, Taf. 17—18.

OSTERHOUT, W. J. V. 1897. Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 159—168, Taf. 1—2.
— 1900. Befruchtung bei *Batrachospermum*. Flora, Bd. 87, S. 109—115, Taf. 5.
— 1902. Cell studies I. Spindle formation in *Agave*. Proc. Californ. Acad., III Ser., vol. 2, S. 255—284, Taf. 25—28.
— 1917. The rôle of the nucleus in oxidation. Pr. com. Science N. Ser., vol. 46, S. 367—369.
— 1918. The nucleus as a center of oxidation. Mem. Brooklyn Bot. Garden, vol. 1, S. 342—347.
OSTERWALDER, A. 1898. Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora, Bd. 85, S. 254—292, Taf. 11—16.
— 1910. Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landw. Jahrb., Bd. 39, S. 917—998, Taf. 25—29.
OSTWALD, W. 1918. Referat über V. KOHLSCHÜTTER: Die Erscheinungsformen der Materie. Kolloid-Zeitschr., Bd. 22, S. 77—80.
— 1919. Referat über P. EHRENBERG: Die Bodenkolloide. Kolloid-Zeitschr., Bd. 25, S. 220—224.
OTTLEY, A. M. 1918. A contribution to the life history of *Impatiens Sultani*. Bot. Gaz., vol. 66, S. 289—317, Taf. 14—15.
VAN OVEREEM, C. 1921. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 38, I. Abt., S. 73—113, Taf. 2—7, 2 Fig.
OVERTON, E. 1888. Über den Conjugationsvorgang bei *Spirogyra*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 6, S. 68—72, Taf. 4.
— 1889. Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. Bot. Centralbl., Bd. 39, S. 65—72, 113—118, 145—150, 177—182, 209—214, 241—246, 273—279, Taf. 1—4.
— 1890. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. Bot. Centralbl., Bd. 44, S. 1—10, 33—38, Taf. 1.
— 1891. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. Festschr. f. K. W. VON NÄGELI und A. VON KÖLLIKER. Zürich, 11 S., 1 Taf.
— 1893a. Über die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich., Bd. 38, S. 169—186.
— 1893b. On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants. Ann. of Bot., vol. 7, S. 139—143.
OVERTON, J. B. 1902. Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Bot. Gaz., vol. 33, S. 363—375, Taf. 12—13.
— 1904. Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 274—283, Taf. 15.
— 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 121—153, Taf. 6—7.
— 1906. The morphology of the ascocarp and spore formation in the manyspored asci of *Thecotheus Pelletieri*. Bot. Gaz., vol. 42, S. 450—492, Taf. 29—30.
— 1909a. On the organisation of the nuclei in the pollenmothercells of certain plants, with especial reference to the permanence of the chromosomes. Ann. of Bot., vol. 23, S. 19—61, Taf. 1—3.
— 1909b. The organisation and reconstruction of the nuclei in the root tips of *Podophyllum peltatum*. Rep. brit. Assoc. Adv. sc. Winnipeg, vol. 79, S. 678 bis 679.
— 1913. Artificial parthenogenesis in *Fucus*. Science N. Ser., vol. 37, S. 841—844.
PACE, L. 1907. Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 353—374, Taf. 24—27, 1 Fig.
— 1909. The gametophytes of *Calopogon*. Bot. Gaz., vol. 48, S. 126—137, Taf. 7—9.
— 1910. Some peculiar fern prothallia. Bot. Gaz., vol. 50, S. 49—58, 11 Fig.
— 1912. *Parnassia* and some allied genera. Bot. Gaz., vol. 54, S. 306—329, Taf. 14—17.
— 1913. Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gaz., vol. 56, S. 376—394, Taf. 13—14.
— 1914. Two species of *Gyrostachys*. Baylor Univers. Bull., vol. 17, S. 2—16, 1 Taf.
PALLA, E. 1889. Über Zellhautbildung und Wachstum kernlosen Protoplasmas. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 7, S. 330—331.

Palla, E. 1890. Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten. Flora, Bd. 73, S. 314—331, Taf. 13.

— 1893. Beitrag zur Kenntnis des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 25, S. 511—562, Taf. 24—25.

— 1899. Über die Gattung *Phyllactinia*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 17, S. 64—72, Taf. 5.

— 1906. Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 408—414, Taf. 19.

Palm, B. 1914. Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositen. V. M. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 8, S. 447—453, 2 Fig.

— 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Akad. Abh., 259 S., 53 Fig. Stockholm.

— 1918. Sur une Plasmodiophoracée nouvelle, *Ligniera Isoetis*. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 12, S. 228—232, 3 Fig.

— 1920. Preliminary notes on pollen development in tropical Monocotyledons. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 14, S. 261—266.

— u. Rutgers, A. A. L. 1917. The embryology of *Aucuba japonica*. Rec. Trav. Bot. Néerland., vol. 14, S. 119—126, 12 Fig.

Pampaloni, L. 1903. I fenomeni cariocinetici nelle cellule meristematici degli apici vegetativi di *Psilotum triquetrum*. Annali di Botanica, vol. 1, S. 75—84, 1 Taf.

Paratore, E. 1899. Ricerche istologiche sui tubercoli radicali delle Leguminose. Malpighia, vol. 13, S. 211—236, Taf. 7.

— 1901. Ricerche sulla struttura e le alterazioni del nucleo nei tubercoli radicali delle Leguminose. Malpighia, vol. 15, S. 178—187, 2 Fig.

Paravicini, E. 1917. Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. Annal. mycol., vol. 15, S. 57—96, Taf. 1—6.

— 1918. Zur Frage des Zellkerns der Bakterien. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 48, S. 337—340, 12 Fig.

Parmenter, Ch. L. 1920. The chromosomes of parthenogenetic frogs. Journ. Gen. Physiol., vol. 2, S. 205—206.

Parnell, F. R. 1921. Note on the detection of segregation by examination of the pollen of rice. Journ. of Genetics, vol. 11, S. 209—212, Taf. 21.

Pascher, A. 1914. Über Flagellaten und Algen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 136—160.

— 1916. Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: *Chlamydomonas*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 34, S. 228—242, 5 Fig.

— 1918 a. Über die Beziehungen der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, S. 163—168.

— 1918 b. *Oedogonium*, ein geeignetes Objekt für Kreuzungsversuche an einkernigen haploiden Organismen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, S. 168—172.

— 1921. Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 39, S. 236—248, 6 Fig.

Patschovsky, N. 1919. Indigokarmin zur Schnellfärbung des Zellkerns. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 326—328.

Pavillard, J. 1910. Etat actuel de la Protistologie végétale. Progr. rei bot., Bd. 3, S. 474—544.

Pavolini, A. F. 1910. Sullo sviluppo dell' ecidio nell' *Uromyces Dactylidis* Otth. Bull. Soc. Bot. Ital., S. 83—88.

— 1912. L'ecidio della *Puccinia fusca* Relhan. Bull. Soc. Bot. Ital., S. 90—93.

Pearson, H. H. W. 1906. Some observations on *Welwitschia mirabilis* Hooker f. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 198, S. 265—304, Taf. 18—22.

— 1909. Further observations on *Welwitschia*. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 200, S. 331—402, Taf. 22—30, 1 Fig.

— 1912. On the microsporangium and microspore of *Gnetum*, with some notes on the structure of the inflorescence. Ann. of Bot., vol. 26, S. 603—620, Taf. 60 bis 61, 6 Fig.

— 1915. Notes on the morphology of certain structures concerned in reproduction in the genus *Gnetum*. Transact. Linnean Soc. London, vol. 8, S. 311—332, Taf. 31—32.

Péchoutre, F. 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. sc. nat. Sér. VIII Bot., t. 16, S. 1—158, 166 Fig.

Peirce, G. J. 1902. The root-tubercles of Bur Clover (*Medicago denticulata* Willd.) and of some other Leguminous plants. Proceed. Californ. Acad. Sc., Ser. III Bot., vol. 2, S. 295—328, Taf. 29.

PEIRCE, G. J. 1906. Studies of irritability in plants. Ann. of Bot., vol. 20, S. 449 bis 465, Taf. 35.
PELLEW, C. u. DURHAM, FL. M. 1915. The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis*, and its allies. Journ. of Genetics, vol. 5, S. 159—182, Taf. 25—29.
PELTRISOT, C. N. 1904. Développement et structure de la graine chez les Ericacées. Journ. de Bot., vol. 18, S. 309—367, Fig. 1—151; S. 386—402, Fig. 152—164.
PÉNAU, H. 1910. Cytologie d'*Endomyces albicans* (P. VUILLEMIN), forme levure — formes filamenteuses. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 151, S. 252—254, 774—776.
— 1911. Contribution à la cytologie de quelques microorganismes. (Thèse Paris.) Revue génér. Bot., t. 24, S. 13—32, 68—95, 113—142, 149—174, Taf. 1—8.
— 1912. Cytologie du *Sporotrichum beurmanni*. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 73, S. 504—506.
— 1915. Cytologie du *Bacillus verdunensis* PÉNAU nov. sp. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 161, S. 7—10.
PERAGALLO, H. 1907. Sur la division cellulaire du *Biddulphia mobiliensis*. Bull. stat. biol. Arcachon, ann. 10, S. 1—28, Taf. 1—2.
PERCIVAL, J. 1909. Potato „wart" disease: the life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (SCHILB.) PERCL. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 25, S. 440 bis 447, 3 Taf.
PEROTTI, R. 1913. Contributo all' embriologia delle „*Dianthaceae*". Annali di Botanica, vol. 11, S. 371—385, Taf. 4—6.
PERRIRAZ, J. 1906. De l'origine des sphères directrices dans les cellules du sac embryonnaire. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., vol. 41, S. 213—256, 28 Fig.
PERSIDSKY, D. 1914. Einige Fälle anormaler Bildung des Embryosackes bei *Delphinium elatum* L. Mém. Soc. nat. Kiew, vol. 23, S. 97—112, 6 Fig. (Russisch m. deutsch. Rés.).
PETER, J. 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. COHNs Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 14, S. 59—86, 13 Fig.
PETERS, C. A. 1897. Reproduction organs and embryology of *Drosera*. Proceed. Amer. Assoc. f. Advance of Science, S. 275.
PETERS, K. 1908. Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta*. Diss. Zürich. 67 S., 1 Taf., 20 Fig.
PETERS, TH. 1891. Untersuchungen über den Zellkern in den Samen während ihrer Entwicklung, Ruhe und Keimung. Diss. Rostock. 31 S.
PETERSEN, H. E. 1914. Indledende Studier over Polymorphien hos *Anthriscus silvestris* (L.) HOFFM. Diss. Kjøbnhavn. 140 S., 18 Taf., 29 Fig.
PETIT, A. 1921. Sur la cytologie de deux bactéries. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 173, S. 1480—1482, 7 Fig.
PETIT, P. 1892. Distribution et état du fer dans l'orge. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 115, S. 246—248.
PETRI, L. 1902. La formazione delle spore nell' *Hydnangium carneum* WALLR. N. Giorn. Bot. Ital., vol. 9, S. 499—514, Taf. 14.
— 1904. Ricerche sopra la struttura del nucleolo. Nuov. Giornale Bot. Ital., vol. 11, S. 394—406, 1 Taf.
— 1907. Osservazioni sulle galle fogliari di *Azalea indica* prodotte dall' *Exobasidium discoideum* ELLIS. Annal. mycol., vol. 5, S. 341—347, 8 Fig.
— 1909. Über die Wurzelfäule phylloxierter Weinstöcke. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. 19, S. 18—48, 13 Fig.
PETSCHENKO, B. 1908. Sur la structure et le cycle évolutif de *Bacillopsis stylopygae* nov. gen. et nov. spec. Bull. Acad. Sc. de Cracovie, Cl. sc. math. et nat., S. 359 bis 371, Taf. 18, 5 Fig.
— 1913. Sur le cycle évolutif de *Chlamydothrix ochracea* (KÜTZ.) MIG.; contribution à l'étude de la structure des bactéries. Archiv f. Protistenkd., Bd. 28, S. 239 bis 312, Taf. 14—16, 5 Fig.
PFEFFER, W. 1886. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. a. d. Bot. Instit. Tübingen, Bd. 2, S. 179—332, Taf. 2.
— 1890. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abh. math.-physik. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16, S. 185—344, Taf. 2, 1 Fig.
— 1897. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, 620 S., 70 Fig. Leipzig.
— 1899. Über die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. Ber. d. Verh. K. sächs. Akad. d. Wiss. Leipzig, Bd. 51, naturw. Teil, S. 4—12.

PFEFFER, W. 1904. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2, 986 S., 91 Fig., Leipzig.
PFEIFFER, N. E. 1918. The sporangia of *Thismia americana*. Bot. Gaz., vol. 66, S. 354—363, Taf. 16.
PFEIFFER, W. M. 1907. Differentiation of sporocarps in *Azolla*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 445—454, Taf. 31—32.
— 1912. The morphology of *Leitneria floridana*. Bot. Gaz., vol. 53, S. 189—203, Taf. 18—20.
PFITZER, E. 1871. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). Bot. Abh., herausg. v. J. HANSTEIN, Bd. 1, Heft 2, 189 S., 6 Taf.
— 1894. Übersicht des natürlichen Systems der Pflanzen. Heidelberg, 36 S.
PFITZNER, W. 1881. Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns. Morpholog. Jahrb., Bd. 7, S. 289—311, 2 Fig.
PHILLIPS, O. P. 1904. A comparative study of the cytology and movements of the *Cyanophyceae*. Contr. Bot. Labor. Univ. Pennsylv., vol. 2, Nr. 3, S. 237—335, Taf. 23—25.
PICARD, M. 1913. A bibliography of works on meiosis and somatic mitosis in Angiosperms. Bull. Torrey bot. Club, vol. 40, S. 575—590.
PICKET, F. L. 1915. A contribution to our knowledge of *Arisaema triphyllum*. Mem. Torrey bot. Club, vol. 16, S. 1—55, 70 Fig.
— 1916. The wandering tapetal nuclei of *Arisaema*. Amer. Journ. Bot., vol. 3, S. 461—469, Taf. 20, 8 Fig.
PIERPAOLI, J. 1917. Ricerche anatomiche, istologiche ed embryologiche sulla „*Putoria calabrica*“ PERS. Annali di Botanica, vol. 14, S. 83—100, Taf. 2—5, 8 Fig.
PIGOTT, E. M. 1915. Notes on *Nothopanax arboreum*, with some reference to the development of the gametophytes. Transact. a. Proceed. New Zealand Instit., vol. 47, S. 599—612, 23 Fig.
PINOY, E. 1907. Rôle des bactéries dans le développement de certains myxomycètes. Ann. Inst. Pasteur, t. 21, S. 622—656, 686—700, Taf. 13—16.
PIROTTA, R. 1899. Energidi e cellule. Rivista di Scienze Biol., Fasc. 3, Sep. 14 S.
— u. BUSCALIONI, L. 1898. Sulla presenza di elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoreacee. Ann. R. Ist. Bot. Roma, vol. 7, S. 235—254, Taf. 10—13.
— u. LONGO, B. 1899. Osservazioni e ricerche sulle *Cynomoriaceae* EICH. con considerazioni sul percorso del tubo pollinico nelle Angiosperme inferiori. Ann. R. Ist. Bot. Roma, vol. 9, S. 97—115, Taf. 4—5, 1 Fig.
PLATE, L. 1906. *Pyrodinium bahamense* n. g. n. sp., die Leucht-Peridinee des „Feuersees“ von Nassau, Bahamas. Archiv f. Protistenkd., Bd. 7, S. 411—429, Taf. 19.
— 1913. Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, für Studierende, Ärzte und Züchter. 519 S., 3 Taf., 179 Fig. u. Stammbäume im Text. Leipzig.
PLENGE, H. 1899. Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten; und über die an Metazoen aufgefundenen Beziehungen der Flimmerapparate zum Protoplasma und Kern. Verh. naturhist. med. Vereins Heidelberg, N. F., Bd. 6, S. 217—275, Taf. 4.
PLOUGH, H. H. 1917. The effect of temperature on crossing-over in *Drosophila*. Journ. Exper. Zool., vol. 24, S. 147—209, 9 Fig.
— 1921. Further studies on the effect of temperature on crossing-over. Journ. Exper. Zool., vol. 32, S. 197—202, 3 Fig.
POIRAULT, G. 1893. Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. Ann. soc. nat. sér. Sér. VII Bot., t. 18, S. 113—256, 43 Fig.
— u. RACIBORSKI, M. 1895 a. Les phénomènes de karyokinèse dans les Urédinées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 121, S. 178—180.
— — 1895 b. Sur les noyaux des Urédinées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 121, S. 308 bis 310.
— — 1895 c. Sur les noyaux des Urédinées. Journ. de Bot., t. 9, S. 318—324, 325—332, 381—388, Taf. 6, 19 Fig.
— — 1896. Über konjugate Kerne und die konjugate Kernteilung. Eine Zusammenfassung. Biol. Centralbl., Bd. 16, S. 24—30.
POLL, H. 1920. Pfaumischlinge (Mischlingsstudien VIII). Archiv f. mikrosk. Anat. Festschr. O. HERTWIG, S. 365—458, Taf. 24—28, 5 Fig.
— u. TIEFENSEE, W. 1907. Mischlingsstudien. Die Histiologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, S. 157—167, Taf. 1—2.

POPOFF, M. 1915. Experimentelle Zellstudien. IV. Geschlechtsvorgänge, Parthenogenese (normale und künstliche) und Zellenverjüngung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 14, S. 220—254.

PORSCH, O. 1907. Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. 49 S., 14 Fig., Jena.

POSTMA, G. 1909. Bijdrage tot de kennis van de vegetatieve celdeeling bij de hogere planten. Diss. Groningen. 117 S., 1 Taf., 8 Fig.

POTTIER, J. 1921a. Observations sur les masses chromatiques du cytoplasme de l'oosphére chez *Mnium undulatum* WEIS et *Mnium punctatum* HEDWIG. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 173, S. 445—448, 21 Fig.

— 1921b. Observations sur les masses chromatiques des noyaux et du cytoplasme des cellules du canal et de la paroi du col de l'archégone chez *Mnium undulatum* WEIS. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 173, S. 463—466, Fig. A—R.

PRANKERD, T. L. 1915. Notes on the occurrence of multinucleate cells. Ann. of Bot., vol. 29, S. 599—604, 8 Fig.

PRATJE, A. 1920. Die Chemie des Zellkernes. Biol. Centralbl., Bd. 40, S. 88 bis 112.

PRAŽMOWSKI, A. 1912. Die Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Cytologie des *Azotobacter chroococcum* BEIJER. V. M. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 33, S. 292—305.

— 1913. Die Zellkerne der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 38, S. 444 bis 447.

PREDA, A. 1897. Recherches sur le sac embryonnaire de quelques Narcissées. Bull. de l'Herbier Boissier, sér. 1, t. 5, S. 948—952.

PREISZ, H. 1904. Studien über Morphologie und Biologie des Milzbrandbacillus. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 35, S. 280—293, 416—434, 537—545, 657—665, 2 Taf.

PRELL, W. 1921a. Das Problem der Unbefruchtbarkeit. Naturw. Wochenschr. N. F., Bd. 20, S. 440—446, 2 Fig.

— 1921b. Reine Kette, Genospecies und Stirps. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 26, S. 287—294.

— 1921c. Die Grenzen der MENDELschen Vererbung. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 65—75.

PRENANT, A. 1897. Sur une particularité de l'anaphase dans les cellules de la Fritillaire et du Lis. Arch. d'Anat. microsc. Paris, t. 1, S. 101—106, Taf. 6.

— 1910. Théories et interprétations physiques de la mitose. Journ. de l'Anat. et Physiol., vol. 46, S. 511—578, 18 Fig.

— 1912. La substance héréditaire et la base cellulaire de l'hérédité. Journ. de l'Anat. et Physiol., vol. 47, S. 1—59, 8 Fig.

PŘIBRAM, E. 1910. Die Bedeutung der Quellung und Entquellung für physiologische und pathologische Erscheinungen. (Beiträge zu einer Physiologie der Zelle). Kolloidchem. Beihefte, Bd. 2, S. 1—78, 1 Fig.

PRICE, S. R. 1914. Some studies on the structure of the plant cell by the method of dark-ground illumination. Ann. of Bot., vol. 28, S. 601—632, Taf. 41—42.

PRILLIEUX, E. 1877. Etude des altérations produites dans le bois de pommier par le Puceron lanigère. Ann. Inst. Nat. Agron., vol. 2, S. 39—48.

— 1880. Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé. Ann. sc. nat. Sér. VI Bot., t. 10, S. 347—360, Taf. 3—4.

PRINGSHEIM, N. 1860. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. IV. Nachträge zur Morphologie der Saprolegnieen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 2, S. 205—236, Taf. 22—25.

— 1880. Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12, S. 288—437, Taf. 11—26.

— 1883. Über Cellulinkörner, eine Modification der Cellulose in Körnerform. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 1, S. 288—308, Taf. 7.

PROTOPOPOFF, N. 1891. Sur la question de la structure des bactéries. Ann. de l'Inst. Pasteur, t. 5, S. 332—336.

v. PROWAZEK, S. 1901. Kernteilung und Vermehrung der *Polytoma*. Oesterr. bot. Zeitschr., Bd. 51, S. 51—60 u. 400, 1 Taf.

— 1902. Zur Kernteilung der *Plasmodiophora Brassicae* WORON. Oesterr. bot. Zeitschr., Bd. 52, S. 213—217, 16 Fig.

— 1903. Flagellatenstudien. Archiv f. Protistenkd., Bd. 2, S. 195—212, Taf. 5—6.

v. PROWAZEK, S. 1904. Kernveränderungen in Myxomycetenplasmodien. Oesterr. bot. Zeitschr., Bd. 54, S. 278—281, 4 Fig.
— 1905. Über den Erreger der Kohlhernie *Plasmodiophora brassicae* WORON. und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt Berlin, Bd. 22, S. 396—410, Taf. 7.
— 1906. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Hühnerspirochaeten. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt Berlin, Bd. 23, S. 554 bis 569, Taf. 1—2.
— 1907. Zur Regeneration der Algen. Biol. Centralbl., Bd. 27, S. 737—747, 10 Fig., 1 Schema.
— 1911. Zum Vererbungsproblem. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 5, S. 83—89.
PUNNETT, R. C. 1913. Reduplication series in sweet peas. Journ. of Genetics, vol. 3, S. 77—103, 2 Fig.
PURKYT, A. 1912. Untersuchungen über den Einfluß des Tabakrauches auf Keimlinge. Anzeig. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 17, S. 265.
RABAUD, E. 1917. Grundlinien einer neuen physiologischen Vererbungstheorie. Internat. agr.-techn. Rundschau, Bd. 8, S. 880—884.
RABL, C. 1885. Über Zellteilung. Morpholog. Jahrb., Bd. 10, S. 214—330, Taf. 7 bis 13, 5 Fig.
RACIBORSKI, M. 1893 a. Zur Morphologie des Zellkerns der keimenden Samen. Anz. Akad. d. Wiss. Krakau, S. 120—123, 1 Taf.
— 1893 b. Besprechung von LILIENFELD, L. und MONTI, A.: Über die mikrochemische Lokalisation des Phosphors in den Geweben usw. Bot. Ztg., Bd. 51, I. Abt., Sp. 245—247.
— 1893 c. Über die Chromatophilie der Embryosackkerne. Anz. Akad. d. Wiss. Krakau, S. 247—258.
— 1894. Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora, Bd. 78, S. 244—279, 9 Fig.
— 1896. Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum*. Flora, Bd. 82, S. 107—132, 11 Fig.
— 1897 a. Laboratoriumsnotizen. Flora, Bd. 83, S. 74—75.
— 1897 b. Kritik von A. ZIMMERMANN: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Flora, Bd. 83, S. 351.
— 1907. Über Schrittwachstum der Zelle. Bull. Acad. d. sc. de Cracovie, Cl. d. sc. math. et nat., S. 898—936, 15 Fig.
RADLKOFER, L. 1859. Über Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und tierischen Ursprungs. 154 S., 3 Taf.
RAITT, A. H. 1916. The development of the ovule of *Impatiens pallida* NUTT. Plant World, vol. 19, S. 195—203, 3 Fig.
RAMLOW, G. 1906. Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelebolus stercoreus* TODE. Bot. Ztg., Bd. 64, I. Abt., S. 85—99, Taf. 4.
— 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ascoboleen. Mykol. Centralbl., Bd. 5, S. 177—198, 2 Taf., 20 Fig.
VOM RATH, O. 1894. Über die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren. Biol. Centralbl., Bd. 14, S. 449—471, 19 Fig.
RAUM, J. 1891. Zur Morphologie und Biologie der Sproßpilze. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 10, S. 1—50, Taf. 1—2.
RAUNKIAER, E. 1882. Krystalloider i cellekärner hos Pyrolaceer. Vidensk. Meddel. f. d. naturh. Foren. i. Kjøbnhavn, S. 70—75, Taf. 4.
— 1887. Cellekärne-krystalloider hos *Stylidium* og *Aeschynanthus*. Bot. Tidskrift, Bd. 16, S. 41—45.
RAUWENHOFF, N. W. P. 1887. Recherches sur le *Sphaeroplea annulina* AG. Arch. Néerland. d. sciences exact. et nat., t. 22, S. 92—144, Taf. 3—4.
RAWITSCHER, F. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, S. 673—706, Taf. 8, 20 Fig.
— 1914. Zur Sexualität der Brandpilze: *Tilletia Tritici*. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 310—314, 4 Fig.
RAYMAN, B. u. KRUIS, K. 1904. Etudes chimiques et biologiques. III. partie: Des noyaux des bactéries. Bullet. Academ. d. scienc. Bohême. Classe d. scienc. math. et nat. 8 ann., S. 88—97, 5 Taf.
REED, H. S. 1903. The development of the macrosporangium of *Yucca filamentosa*. Bot. Gaz., vol. 35, S. 209—214, 5 Fig.

Reed, H. S. 1904. A study of the enzyme-secreting cells in the seedlings of *Zea Mays* and *Phoenix dactylifera*. Ann. of Bot., vol. 18, S. 267—287, Taf. 20.
— 1907. The value of certain nutritive elements to the plant cell. Ann. of Bot., vol. 21, S. 501—543, 2 Fig.
— 1914. The nature of the double spireme in *Allium Cepa*. Ann. of Bot., vol. 28, S. 271—281, Taf. 18—19.

Reichenow, E. 1909. Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis*, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt Berlin, Bd. 33, S. 1—45, Taf. 1—2, 5 Fig.

Reinke, F. 1894. Zellstudien I. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 43, S. 377—422, Taf. 22—24, 1 Fig.

Reinke, J. 1883. Ein Beitrag zur physiologischen Chemie von *Aethalium septicum*. Unters. a. d. bot. Labor. Univ. Göttingen, Heft 3, S. 1—10. Berlin.
— 1918. Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen. Flora, Bd. 111/112, (Festschr. f. Stahl), S. 71—84.
— 1921. Biologische Gesetze in ihren Beziehungen zur allgemeinen Gesetzlichkeit der Natur. Vortrag München. 31 S., Leipzig.
— u. Rodewald, H. 1881. Die chemische Zusammensetzung des Protoplasma von *Aethalium septicum*. Unters. a. d. bot. Labor. Univ. Göttingen, Heft 2, S. 1—75, Berlin.

Remak, R. 1852. Über extracellulare Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. Müllers Archiv, S. 47—57.

Renner, O. 1914. Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora, Bd. 107, S. 115—150, Taf. 12—13, 15 Fig.
— 1916. Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralbl., Bd. 36, S. 337—374.
— 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 18, S. 121—294, 48 Fig.
— 1918. Weitere Vererbungsstudien an Oenotheren. Flora, Bd. 111/112 (Festschr. f. Stahl), S. 641—667, 18 Fig.
— 1919 a. Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von *Oenothera*-bastarden. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 129—135, 2 Fig.
— 1919 b. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Bot., Bd. 11, S. 305—380, 39 Fig., 1 Kurventaf.
— 1919 c. Besprechung der Arbeit von J. P. Lotsy: „De Oenotheren als Kernchimeren." Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 21, S. 183—185.
— 1920. Mendelsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. Biolog. Centralbl., Bd. 40, S. 268—277.
— 1921 a. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Zeitschr. f. Bot., Bd. 13, S. 609—621, 5 Fig.
— 1921 b. Besprechung der Arbeit von Lehmann, E.: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. Zeitschr. f. Bot., Bd. 13, S. 661 bis 665.
— 1921 c. Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Ref. über Vortrag Berlin. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 235—237.
— 1921 d. Das Rotnervenmerkmal der Oenotheren. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 39, S. 264—270.
— u. Kupper, W. 1921. Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 39, S. 201—206.

Reuter, E. 1909. Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. Acta Soc. Scient. Fennicae, t. 37, Nr. 7, 52 S., 40 Fig. Helsingfors.

Rexhausen, L. 1920. Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 14, S. 19—58, Taf. 1 bis 2, 4 Fig.

Reynolds, E. Sh. 1912. Relations of parasitic fungi to their host plants. I. Studies of parasitized leaf tissue. Bot. Gaz., vol. 53, S. 365—395, 9 Fig.

Rhumbler, L. 1896. Versuch einer mechanischen Erklärung der indirecten Zell- und Kernteilung. I. Teil. Die Cytokinese. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 3, S. 527—623, Taf. 6, 39 Fig.
— 1897. Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 4, S. 659—730, Taf. 28, 27 Fig.

RHUMBLER, L. 1898. Zellleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. Biol. Centralbl., Bd. 18, S. 21—26, 33—38, 69—86, 113—130, 14 Fig.
— 1899. Allgemeine Zellmechanik, Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 8, S. 543—625.
— 1904. Zellenmechanik und Zellenleben. Vortrag in der zweiten allgem. Sitzung der 76. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Breslau. Sep. 43 S.
— 1914. Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebn. d. Physiol., Bd. 14, S. 474—617, 59 Fig.
RICHARDS, A. 1910. Mitosis in the root-tip cells of *Podophyllum peltatum*. Kansas Univers. Bull., vol. 5, S. 87—93, Taf. 15—16.
RICHARDSON, C. W. 1914 A preliminary note on the genetics of *Fragaria*. Journ. of Genetics, vol. 3, S. 171—177, Taf. 7, 4 Fig.
RICHTER, O. 1909. Zur Physiologie der Diatomeen. II. Mittlg. Die Biologie der *Nitzschia putrida* BENECKE. Denkschr. Math.-Naturw. Kl. K. Akad. d. Wiss. Wien, 116 S., 4 Taf., 6 Fig., 2 Haupt- und 7 Texttabellen.
RICOME, H. 1920. Action de la pesanteur sur les végétaux. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 171, S. 261—263.
RIDDLE, L. C. 1898. The embryology of *Alyssum*. Bot. Gaz., vol. 26, S. 314—324, Taf. 26—28.
RIDDLE, L. W. 1906a. Contributions to the cytology of the *Entomophthoraceae*. Prel. comm. Rhodora, vol. 8, S. 67—68.
— 1906b. On the cytology of the *Entomophthoraceae*. Proc. Amer. Acad. Arts and Scienc., vol. 42, S. 177—197, Taf. 1—3.
RIDDLE, O. 1914. The determination of sex and its experimental control. Bull. Amer. Acad. Medicin., vol. 15, Nr. 5, 20 S.
— 1920. Differential survival of male and female dove embryos in increased and decreased pressures of oxygen: a test of the metabolic theory of sex. Proceed. Soc. Experim. Biology and Medicine, vol. 17, S. 88—91.
RIKER, A. J. 1921. Chondriosomes in *Chara*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 48, S. 141 bis 148, Taf. 3.
RITTER, G. 1907. Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 25, S. 255—266, Taf. 10, 1 Fig.
RITTER, GA. 1911. Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 1—42.
ROBERTS, E. A. 1916. The epidermal cells of roots. Bot. Gaz., vol. 62, S. 488—506, 17 Fig.
RORERTSON, A. 1904a. Spore formation in *Torreya californica*. New Phytol., vol. 3, S. 133—148, Taf. 3—4.
— 1904b. Studies in the morphology of *Torreya californica* TORREY. II. The sexual organs and fertilization. New Phytol., vol. 3, S. 205—216, Taf. 7—9.
ROBERTSON, T. B. 1911. Further remarks on the chemical mechanics of cell-division. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 32, S. 308—314.
ROBINSON, W. 1913. On some relations between *Puccinia malvacearum* (MONT.) and the tissues of its host plant *(Althaea rosea)*. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc., vol. 57, Mem. 11, 24 S., 2 Taf.
ROSEN, F. 1892. Über tinktorielle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualkerne. COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 5, S. 443—459, Taf. 16.
— 1893. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. COHNs Beiträge z. Biol. d. Pflanz., Bd. 6, S. 237—266, Taf. 2—3.
— 1896. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 7, S. 225—312, Taf. 3—5.
— 1910. Über Bastarde zwischen elementaren Species der *Erophila verna*. (V. M.) Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 28, S. 243—250, Taf. 6, 1 Fig.
— 1911. Die Entwickelung der elementaren Arten bei *Erophila verna*. COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 10, S. 379—420, Taf. 5—8, 12 Fig.
ROSENBERG, O. 1899. Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Diss. Bonn. 126 S., 2 Taf.
— 1901a. Über die Embryologie von *Zostera marina* L. Bih. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 27, Afd. III, Nr. 6, 24 S., 2 Taf., 6 Fig.
— 1901b. Über die Pollenbildung von *Zostera*. 21 S., 9 Fig. Upsala.

ROSENBERG, O. 1903a. Über die Befruchtung von *Plasmopara alpina* (JOHANS.). Bih. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 28, Afd. III, Nr. 10, 20 S., 2 Taf.
— 1903b. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21, S. 110—119, Taf. 7.
— 1904a. Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, S. 47—53, Taf. 4.
— 1904b. Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, S. 251—259, 7 Fig.
— 1904c. Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. 13 S. Stockholm.
— 1905. Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Bot. Notiser, S. 1—24, 14 Fig.
— 1906a. Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Botan. Studier tillägn. F. R. KJELLMAN. S. 237—244, 5 Fig.
— 1906b. Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 157—161, Taf. 11.
— 1907a. Cytological Studies on the apogamy in *Hieracium*. Botan. Tidskrift, Bd. 28, S. 143—170, 2 Taf.
— 1907b. Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 1, S. 398—410, Taf. 7.
— 1909a. Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 3, S. 64—77, Taf. 1.
— 1909b. Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 3, S. 150—162, 7 Fig.
— 1909c. Über den Bau des Ruhekerns. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 3, S. 163 bis 173, Taf. 5.
— 1909d. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 43, Nr. 11, 65 S., 4 Taf., 33 Fig.
— 1912. Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 6, S. 915—919, 11 Fig.
— 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 11, S. 145—206, 26 Fig.
— 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arkiv f. Botan., Bd. 15, Nr. 11, 16 S., 6 Fig.
— 1920. Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. Svensk botan. Tidskrift, Bd. 14, S. 319—326, 5 Fig.
ROSENBLAT, ST. 1905. Zur Kenntnis der zur Gruppe der Tuberkelbacillen gehörenden säurefesten Mikroorganismen. Flora, Bd. 95, S. 412—465.
ROSENDAHL, C. O. 1909. Embryo-sac development and embryology of *Symplocarpus foetidus*. Minnesota bot. Stud., vol. 4, S. 1—9, Taf. 1—3.
ROSENSTADT, B. 1918. Zellstudien, I. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 91, Abt. 1, S. 182—207, Taf. 7.
ROSENVINGE, K. 1886. Sur les noyaux des Hyménomycètes. Ann. sc. nat. Sér. VII Bot., t. 3, S. 75—93, Taf. 1.
— 1888a. Sur la disposition des feuilles chez les *Polysiphonia*. Botan. Tidskrift, Bd. 17, S. 1—9, Taf. 1 (Fig. 1—5).
— 1888b. Sur la formation des pores secondaires chez les *Polysiphonia*. Bot. Tidskrift, Bd. 17, S. 10—19, Taf. 1 (Fig. 6—12).
— 1889. Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale. Revue génér. de Bot., t. 1, S. 53—62, 123—135, 170—174, 244—255, 304—317, 19 Fig.
— 1916. Et Mikrosporangium med en Megaspore-Tetrade hos *Isoetes echinospora*. Botan. Tidskrift, Bd. 34, S. 255—256, 2 Fig.
ROTH, F. 1906. Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. (Diss. Bonn.) Verh. Naturw. Verein Rheinl. u. Westfal. Jahrg. 63, S. 327—360, Taf. 1.
ROTHERT, W. 1888. Die Entwickelung der Sporangien bei den Saprolegnieen. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 5, S. 291—349, Taf. 10.
— 1900. Die Krystallzellen der Pontederiaceen. Bot. Ztg., Bd. 58, I. Abt., S. 75 bis 106, Taf. 4.
ROUX, W. 1883. Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. 19 S. Leipzig.
RÜCKERT, J. 1895. Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten *Cyclops*-Eies. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 45, S. 339—369, Taf. 21—22.

RUHLAND, W. 1901. Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Ztg., Bd. 59, I. Abt., S. 187—206, Taf. 7.
— 1903. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, S. 135—166, Taf. 2—3.
— 1907. Zur Physiologie der Gummibildung bei den Amygdaleen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 25, S. 302—315, 3 Fig.
— 1922. Besprechung der Arbeit von W. SEIFRIZ: Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection. Zeitschr. f. Bot., Bd. 14, S. 82—83.
RUSSOW, A. 1899. Beiträge zur Morphologie des pflanzlichen Zellkerns. Diss. Rostock. 41 S., 2 Taf.
RUSSOW, E. 1872. Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histiologie der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwickelung der Sporen der Leitbündel-Kryptogamen mit Berücksichtigung der Histiologie der Phanerogamen, ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg, sér. VII, Bd. 19, Nr. 1, 207 S., 11 Taf.
— 1875. Einige Bemerkungen zu den „Beiträgen zur Physiologie der Pflanzenzelle" des Herrn TSCHISTIAKOFF in Nr. 1, 2 und 3 der Botanischen Zeitung 1875. Bot. Ztg., Bd. 33, Sp. 329—336, 345—350.
— 1881. Über das Vorkommen von Krystalloiden bei *Pinguicula vulgaris*. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. bei der Univers. Dorpat, Bd. 5, S. 417—418.
RŮŽIČKA, VL. 1898. Zur Frage von der inneren Struktur der Mikroorganismen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 23, S. 305—307, 1 Taf.
— 1903. Über die biologische Bedeutung der färbbaren Körnchen des Bakterieninhaltes. Archiv f. Hygiene, Bd. 46, S. 337—389, Taf. 2—3.
— 1904. Weitere Untersuchungen über den Bau und die allgemeine biologische Natur der Bakterien. Archiv f. Hygiene, Bd. 51, S. 281—318, Taf. 2.
— 1906a. Der morphologische Metabolismus des lebenden Protoplasmas. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 21, S. 306—356.
— 1906b. Struktur und Plasma. Ergebn. Anat. u. Entw. Gesch., Bd. 16, S. 451 bis 638, 1 Taf., 57 Fig.
— 1907a. Die Frage der kernlosen Organismen und der Notwendigkeit des Kernes zum Bestehen des Zellenlebens. Biol. Zentralbl., Bd. 27, S. 491—496, 497—505.
— 1907b. Depressionszustände und Regulationsvorgänge bei dem *Bacterium anthracis*. Archiv f. Protistenkd., Bd. 10, S. 247—305, Taf. 10—11.
— 1908a. Sporenbildung und andere biologische Vorgänge bei dem *Bacterium anthracis*. Archiv f. Hygiene, Bd. 64, S. 219—295, Taf. 1—3.
— 1908b. Die Bakterien und das Vererbungsproblem. Ein Beitrag zur Vererbungsmechanik. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 26, S. 669—691.
— 1908c. Zur Kenntnis der Natur und Bedeutung des Plastins. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 587—603.
— 1909. Die Cytologie der sporenbildenden Bacterien und ihr Verhältnis zur Chromidienlehre. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 23, S. 289—300, 8 Fig.
— 1910a. Das Chromatin und Plastin in ihren Beziehungen zur Regsamkeit des Stoffwechsels. Festschr. z. 60. Geburtstg. R. HERTWIGS, Bd. 1, S. 49—72.
— 1910b. Über die experimentelle Autogamie der Bakterien. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 30, 1. Teil (Festschr. f. ROUX), S. 443—460, 6 Fig.
— 1913. Eine Methode zur Darstellung der Struktur fertiger Bakteriensporen, nebst Bemerkungen über das Reifen derselben. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 36, S. 577—587, 1 Taf.
— 1914. Kausal-analytische Versuche über den Ursprung des Chromatins der Sporen und vegetativen Individuen der Bakterien. V. M. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 41, S. 641—647.
— 1917. Kausal-analytische Untersuchungen über die Herkunft des Chromatins, I. Versuche über die Herkunft des Bakterienchromatins. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 42, S. 517—563, Taf. 34.
— 1919. Restitution und Vererbung. Experimenteller, kritischer und synthetischer Beitrag zur Frage des Determinationsproblems. ROUXs Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft 23, 69 S. Berlin.
RYTZ, W. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. (Diss. Bern). Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 18, S. 635—655, 799—825, 1 Taf., 10 Fig.
— 1917. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. 1. Fortsetzung: Die cytologischen Verhältnisse bei *Synchytrium Taraxaci* DE BY. ET WOR. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 34, Abt. II, S. 343—372, Taf. 2—4.

SAAME, O. 1906. Über Kernverschmelzung bei der karyokinetischen Kernteilung im protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks von *Fritillaria imperialis*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 300—303, Taf. 14.

SABLINE, W. K. 1903. L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans les racines de *Vicia Faba*. Revue génér. de Bot., t. 15, S. 481—497, Taf. 15—16.

SACHS, J. 1878. Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Sitz.-Ber. Phys. med. Ges. Würzburg N. F. Bd. 11, S. 219—242, Taf. 5.

— 1892. Beiträge zur Zellenlehre. Flora, Bd. 75, S. 57—67.

— 1895. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. Flora, Bd. 81, S. 405—434.

SADEBECK, R. 1883. Untersuchungen über die Pilzgattung *Exoascus* und die durch dieselbe um Hamburg hervorgerufenen Baumkrankheiten. Jahrb. wissensch. Anstalt Hamburg, S. 93—124, 4 Taf., 1 Fig.

SAKAMURA, T. 1914. Studien über Kernteilung bei *Vicia cracca* L. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 28, S. 131—147, Taf. 2.

— 1915. Über die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia Faba* L. (V. M.) Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. 287—300, Taf. 13, 12 Fig. (Japanisch) S. (365) bis (382).

— 1916. Über die Beeinflussung der Zell- und Kernteilung durch die Chloralisierung mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 30, S. 375—399, Taf. 4, 4 Fig.

— 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 32, S. 151—154.

— 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univers. Tokyo, vol. 39, Art. 11, 221 S., 7 Taf., 24 Fig.

SAMASSA, P. 1898. Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von *Tradescantia*, sowie auf die Embryonalentwicklung von *Rana* und *Ascaris*. V. M. Verh. nat.-hist.-med. Verein Heidelberg, N. F., Bd. 6, S. 1—16.

SAMUELS, J. A. 1912. Etudes sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* BL. Archiv f. Zellforsch., Bd. 8, S. 52—120, Taf. 3—5, 23 Fig.

— 1913. Etudes cytologiques sur les relations existants entre le noyau et le développement des cristaux dans les cellules parenchymateuses du périanthe *d'Anthurium*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 156, S. 1275—1277.

SAMUELSSON, G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 7, S. 97—188, 17 Fig.

— 1914. Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 8, S. 181—189, 3 Fig.

SANDS, M. C. 1907. Nuclear structure and spore formation in *Microsphaera Alni*. Transact. Wisconsin Acad. Scienc., Arts and Letters, vol. 15, S. 733—752, Taf. 46.

SANIO, C. 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Ztg., Bd. 21, Sp. 85—91, 93—98, 101—111, 113—118, 121—128, Taf. 4.

SAPĚHIN, A. A. 1911. Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. (V. M.). Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. 491—496, 5 Fig.

SAPPIN-TROUFFY, P. 1892. Les suçoirs chez les Urédinées. Botaniste sér. III, S. 215 bis 219, Taf. 18.

— 1896. Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. (Thèse Paris). Botaniste sér. V, S. 59—244, 70 Fig.

SARGANT, E. 1895. Some details of the first nuclear division in the pollen mothercells of *Lilium Martagon* L. Journ. Roy. Micr. Soc., S. 283—287, Fig. 42—51.

— 1896a. Direct nuclear division in the embryo-sac of *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., vol. 10, S. 107—108.

— 1896b. The formation of sexual nuclei in *Lilium Martagon*. I. Oogenesis. Ann. of Bot., vol. 10, S. 445—477, Taf. 22—23.

— 1897. The formation of sexual nuclei in *Lilium Martagon*. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot., vol. 11, S. 187—224, Taf. 1—11.

— 1899. On the presence of two vermiform nuclei in the fertilized embryo-sac of *Lilium Martagon*. Proc. Royal Soc. vol. 65, S. 163—165.

SARGANT, E. 1900. Recent work on the results of fertilization in Angiosperms. Ann. of Bot., vol. 14, S. 689—712.
SAUER, L. W. 1910. Nuclear divisions in the pollen mother-cells of *Convallaria majalis* L. Ohio Natural., vol. 9, S. 497—505, Taf. 24—25.
SAUERLAND, F. 1910. Über den Eisengehalt der echten Nucleinsäure. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 64, S. 16—20.
SAUNDERS, E. R. 1890. On the structure and function of the septal glands in *Kniphofia*. Ann. of Bot., vol. 5, S. 11—25, Taf. 3.
— 1913. On the mode of inheritance of certain characters in double-throwing stocks. A reply. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 10, S. 297—310.
SAUVAGEAU, C. 1911. Sur la vie indépendante des noyaux expulsés dans l'oogone des Fucacées et la possibilité de leur fécondation. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 71, S. 470—471.
— 1915. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 161, S. 796—799, 3 Fig.
— 1916. Sur les gamétophytes de deux Laminaires *(L. flexicaulis* et *L. saccharina)*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 162, S. 601—604, 1 Fig.
SAWYER, M. L. 1917. Pollen tubes and spermatogenesis in *Iris*. Bot. Gaz., vol. 64, S. 159—164, 18 Fig.
SAX, K. 1916. Fertilization in *Fritillaria pudica*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 43, S. 505—522, Taf. 27—29, 3 Fig.
— 1918. The behavior of the chromosomes in fertilization. Genetics, vol. 3, S. 309—327, 2 Taf.
— 1921. Chromosome relations in wheat. Science, N. Sér., vol. 54, S. 413—415.
SAXTON, W. T. 1907. On the development of the ovule and embryosac in *Cassia tomentosa* LAMB. Transact. South Afr. phil. Soc., vol. 18, S. 1—5, Taf. 1—2.
— 1909a. Parthenogenesis in *Pinus Pinaster*. Bot. Gaz., vol. 47, S. 406—409, 7 Fig.
— 1909b. Preliminary account of the ovule, gametophytes and embryo of *Widdringtonia cupressoides*. Bot. Gaz., vol. 48, S. 161—178, Taf. 11, 3 Fig.
— 1910a. Contributions to the life-history of *Callitris*. Ann. of Bot., vol. 24, S. 557—569, Taf. 45—46.
— 1910b. Contributions to the life history of *Widdringtonia cupressoides*. Bot. Gaz., vol. 50, S. 31—48, Taf. 1—3, 3 Fig.
— 1910c. The ovule of *Bruniaceae*. Transact. roy. Soc. South Africa, vol. 2, S. 27—31, 8 Fig.
— 1913a. Contributions to the life history of *Actinostrobus pyramidalis* MIQU. Ann. of Bot., vol. 27, S. 321—345, Taf. 25—28.
— 1913b. Contributions to the life-history of *Tetraclinis articulata* MASTERS, with some notes on the phylogeny of the *Cupressoideae* and *Callitroideae*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 577—605, Taf. 44—46, 9 Fig.
SCHAAR, F. 1890. Die Reservestoffbehälter der Knospen von *Fraxinus excelsior*. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Wien, math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 99, S. 291—300, 1 Taf.
— 1898. Über den Bau des Thallus von *Rafflesia Rochussenii* TEYSM. BINN. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 107, S. 1039—1056, 3 Taf.
SCHAARSCHMIDT, G., s. ISTVÁNFFY, G.
SCHACHT, H. 1856. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Teil I. 446 S., 5 Taf., 83 Fig. Berlin.
— 1859. Desgl. Teil II. 622 S., 6 Taf., 223 Fig. Berlin.
— 1863. Über die Zellstoffäden in der vorderen Aussackung des Embryosacks von *Pedicularis sylvatica*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 3, S. 339—351, Taf. 14—15.
SCHACKE, M. A. 1919. A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpos texanus*. Science N. Ser., vol. 49, S. 218—219.
SCHADOWSKY, A. 1911. Beiträge zur Embryologie der Gattung *Epirrhizantes* BL. Biol. Zeitschr. Moskau, Bd. 2, S. 28—55, 2 Taf. (Russisch m. deutsch. Résumé).
SCHAFFNER, J. H. 1894. The nature and distribution of attraction-spheres and centrosomes in vegetable cells. Bot. Gaz., vol. 19, S. 445—459, Taf. 33.
— 1896. The embryo-sac of *Alisma Plantago*. Bot. Gaz., vol. 21, S. 123—132, Taf. 9—10.
— 1897a. Contribution to the life history of *Sagittaria variabilis*. Bot. Gaz., vol. 23, S. 252—273, Taf. 20—26.

SCHAFFNER, J. H. 1897b. The division of the macrospore nucleus in *Lilium*. Bot. Gaz., vol. 23, S. 430—452, Taf. 37—39.
— 1897c. The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. Bot. Gaz., vol. 24, S. 93—102, Taf. 4—6.
— 1898. Karyokinesis in the root-tips of *Allium Cepa*. Bot. Gaz., vol. 26, S. 225 bis 238, Taf. 21—22.
— 1901. A contribution to the life history and cytology of *Erythronium*. Bot. Gaz., vol. 31, S. 369—387, Taf. 4—9.
— 1905. The nature of the reduction division and related phenomena. Ohio Natural., vol. 5, S. 331—340, 4 Fig.
— 1906. Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium tigrinum*. Bot. Gaz., vol. 41, S. 183—191, Taf. 12—13.
— 1907. Synapsis and synizesis. Ohio Natural., vol. 7, S. 41—48, Taf. 4.
— 1908. The centrosomes of *Marchantia polymorpha*. Ohio Natural., vol. 9, S. 383—388, Taf. 21.
— 1909. The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. Bot. Gaz., vol. 47, S. 198—214, Taf. 12—14.
— 1915. The chromosome mechanism as a basis for Mendelian phenomena. Ohio Natural., vol. 15, S. 509—518, 3 Fig.
— 1921. Influence of environment on sexual expression in hemp. Bot. Gaz., vol. 71, S. 197—219, Taf. 11, 1 Fig.
SCHAFFNER, M. 1906. The embryology of the shepherd's-purse. Ohio Natural., vol. 7, S. 1—8, Taf. 1—3.
SCHAUDINN, F. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. *Bacillus Bütschlii* n. sp. Archiv f. Protistenkd., Bd. 1, S. 306—343, Taf. 10.
— 1903a. Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. *Bacillus sporonema* n. sp. Archiv f. Protistenkd., Bd. 2, S. 416—444, Taf. 12.
— 1903b. Bemerkungen zu der Kritik ARTHUR MEYERs über meine Mitteilung: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien. I. *Bacillus Bütschlii*. Bot. Ztg., Bd. 61, II. Abt., Sp. 97—99.
— 1905. Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. d. D. zool. Ges., Bd. 15, S. 16—35, Taf. 1.
SCHAXEL, J. 1912. Die Bedeutung des Chromatins nach Untersuchungen an Metazoenzellen. Vortrag. Verh. 8. internat. Zool. Kongress Graz 1910. Sep. 6 S., 5 Fig.
— 1913. Zellforschung und Entwicklungsgeschichte. Naturwissenschaft. Bd. 1, S. 184—187.
— 1916. Über den Mechanismus der Vererbung. 31 S. Jena.
SCHENCK, H. 1884. Untersuchungen über die Bildung von zentrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen. Dissert. Bonn. 42 S., 1 Taf.
SCHERRER, A. 1914. Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. Flora, Bd. 107, S. 1 bis 56, Taf. 1—3.
SCHERTZ, F. M. 1919. Early development of floral organs and embryonic structures of *Scrophularia marylandica*. Bot. Gaz., vol. 68, S. 441—450, Taf. 27—29.
SCHEWIAKOFF, W. 1893. Über einen neuen bacterienähnlichen Organismus des Süßwassers. Verh. Nat.-hist.-med. Vereins Heidelberg, N. F., Bd. 5, S. 44—79, Taf. 2.
SCHIEMANN, E. 1919. Referat über BATESON, W. und SUTTON, J. Double flowers and sex-linkage in *Begonia*. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 22, S. 296—297.
SCHIKORRA, W. 1909. Über die Entwicklungsgeschichte von *Monascus*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 1, S. 379—410, Taf. 2, 3 Fig.
SCHILLER, J. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung *Ulva*. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-natuw. Kl., Abt. I, Bd. 116, S. 1691—1716, 2 Taf., 1 Fig.
— 1909a. Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. V. M. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 59, S. 89—91, 3 Fig.
— 1909b. Die Bedeutung des Kernes auf Grund neuerer Untersuchungen. Jahresbericht deutsch. Staats-Oberrealschule Triest. 17 S., 3 Fig. Triest.
— 1909c. Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei *Chaetoceras Lorenzianum* GRUN. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 27, S. 351—361, Taf. 16.
— 1911. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. I. Die Kerne von *Antithamnion cruciatum f. tenuissima* HAUCK und *Antithamnion plumula* (ELLIS) THUR. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 49, S. 267—306, Taf. 1—2, 15 Fig.

SCHILLER, J. H. 1909. Über künstliche Erzeugung „primitiver“ Kernteilungsformen bei *Cyclops*. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 27, S. 560—609, 62 Fig.
SCHIMPER, A. F. W. 1881. Über die Krystallisation der eiweißartigen Substanzen. Zeitschr. f. Krystall. u. Mineral., Bd. 5, S. 131.
— 1883. Über die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg., Bd. 41, Sp. 105—112, 121—131, 137—146, 153—162, Taf. 1.
— 1885. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, S. 1—247, Taf. 1—5.
SCHIØNNING, H. 1895. Nouvelle et singulière formation d'ascus dans une levure. Rés. du Compte-Rendu d. trav. d. Labor. Carlsberg, vol. 4, S. 56—60, 3 Fig.
SCHKORBATOW, L. 1910. Parthenogenetische und apogame Entwickelung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale* WIGG. Trav. Soc. Nat. Univers. impér. Kharkhow, t. 45, 43 S., 4 Taf., 2 Fig. (Russisch m. deutsch. Résumé.)
SCHLÄPFER, V. 1906. Eine physikalische Erklärung der achromatischen Spindelfigur und der Wanderung der Chromatinschleifen bei der indirekten Teilung. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 19, S. 108—128.
SCHLATER, G. 1897. Zur Biologie der Bakterien. Biol. Centralbl., Bd. 17, S. 833 bis 846, 1 Fig.
— 1899. Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre. Biol. Centralbl., Bd. 19, S. 657 bis 681, 689—700, 721—738, 753—770.
SCHLEICHER, W. 1878. Die Knorpelzellteilung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 16, S. 248 bis 300, Taf. 12—14.
SCHLEIDEN, M. J. 1838. Beiträge zur Phytogenesis. MÜLLERs Archiv, S. 137—176, Taf. 3—4.
— 1845. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 2. Aufl., Teil I, 329 S., 1 Taf., 103 Fig. Leipzig.
— 1849. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 3. Aufl., Teil I, 342 S., 1 Taf., 105 Fig. Leipzig.
SCHLICHT, A. 1889. Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen. Diss. Erlangen. 36 S., 1 Taf.
SCHMID, E. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. (Diss. Zürich.) Beihefte bot. Centralbl., Bd. 20, Abt. I, S. 175—299, Taf. 11—12, 58 Fig.
SCHMIDLE, W. 1899. Einiges über die Befruchtung, Keimung und Haarinsertion von *Batrachospermum*. Bot. Ztg., Bd. 57, I. Abt., S. 125—135.
SCHMIDT, E. 1882. Über den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren. Bot. Ztg., Bd. 40, Sp. 435—448, 451—466, Taf. 7.
SCHMIDT E. W. 1913. Der Kern der Siebröhre. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 31, S. 78—79.
— 1914. Das Verhalten von *Spirogyra*zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 35—47, 7 Fig.
— 1917. Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen. 108 S., 1 Taf., 42 Fig. Jena.
SCHMITZ, FR. 1879a. Über den Bau der Zellen bei den Siphonocladiaceen. Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, S. 142—145.
— 1879b. Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, S. 345—376.
— 1879c. Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. Naturf. Ges. Halle, S. 275—320, Taf. 12.
— 1880a. Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, S. 122—132.
— 1880b. Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, S. 159—198.
— 1882. Die Chromatophoren der Algen. 180 S., 1 Taf. Bonn.
— 1883. Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitz-Ber. K. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 215—258, Taf. 5.
SCHNARF, K. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger europäischer *Hypericum*-Arten. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-natw. Kl., Abt. I, Bd. 123, S. 159—187, 4 Taf.
— 1917a. Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 126, S. 927—950, 4 Fig.

SCHNARF, K. 1917 b. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Bd. 94, S. 211—274, 2 Taf., 34 Fig.
— 1919. Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 128, S. 755—771, 1 Taf.
— 1921 a. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. I. *Gilia millefoliata* FISCH. et MEY. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 70, S. 133—158, Taf. 2, 1 Fig.
— 1921 b. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica* (R. BROWN) GARDN. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 70, S. 255—261, 11 Fig.
SCHNEGG, H. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora, Bd. 90, S. 161—208, 28 Fig.
SCHNEIDER, A. 1873. Untersuchungen über Plathelminthen. 14. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde, S. 69—140, Taf. 3—7.
SCHNEIDER, ALB. 1893. The morphology of root tubercles of *Leguminosae*. Amer. Natural., vol. 27, S. 782—792, 1 Taf.
SCHNEIDER, C. K. 1906. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, Bd. I, 810 S., 460 Fig., Jena.
SCHNEIDER, H. 1913 a. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Thelygonum Cynocrambe* L. (Diss. Bonn.) Flora, Bd. 106, S. 1—41, 23 Fig.
— 1913 b. Über die UNNAschen Methoden zur Feststellung von Sauerstoff- und Reduktions-Orten und ihre Anwendung auf pflanzliche Objekte. Benzidin als Reagens auf Verholzung. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 31, S. 51—69.
— 1914 a. Neue Studien zur Darstellung der Reduktions- und Sauerstofforte der Pflanzenzellen. Zugleich eine Antwort an Herrn Professor UNNA. Zeitschr. wiss. Mikroskop., Bd. 31, S. 478—491.
— 1914 b. Über die Prophasen der ersten Reifeteilung in Pollenmutterzellen, insbesondere bei *Thelygonum Cynocrambe* L. Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, S. 359 bis 372, Taf. 28.
SCHNIEWIND-THIES, J. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. 88 S., 12 Taf., Jena.
— 1901. Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. 34 S., 5 Taf., Jena.
SCHOCH, M. 1920. Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen *Burmannia*-Arten. Diss. Zürich. 94 S., 3 Taf., 15 Fig.
SCHORLER, B. 1883. Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen der Hölzer. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 16, S. 329—357.
SCHOTTELIUS, M. 1888. Beobachtungen kernartiger Körper im Innern von Spaltpilzen. Centralbl. f. Bakt., Bd. 4, S. 705—709.
SCHOTTLÄNDER, P. 1892. Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 6, S. 267—304, Taf. 4—5.
SCHRAMMEN, F. R. 1902. Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*. (Diss. Bonn). Verh. nat. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf., Bd. 59, S. 49—98, 1 Taf.
SCHREINER, A. u. K. E. 1908. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Zoogonus mirus* LSS. Vidensk. Selskaps Skrifter Kristiania math.-nat. Kl., Nr. 8, 24 S., 4 Taf.
SCHÜEPP, O. 1916. Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57, S. 17—79, 16 Fig.
SCHÜRHOFF, P. 1906. Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. (Diss. Bonn). Beihefte bot. Centralbl., Bd. 19, Abt. I, S. 359—382, Taf. 9.
— 1907. Über *Penicillium crustaceum* FRIES. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 22, Abt. I, S. 294—298, Taf. 11.
— 1913. Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52, S. 405—409, Taf. 5.
— 1915. Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot,, Bd. 55, S. 499—519, Taf. 3—4.
— 1916 a. Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von *Asparagus officinalis*. Flora, Bd. 109, S. 55—60, Taf. 5.
— 1916 b. Über regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen von *Sambucus*. Biol. Centralbl., Bd. 36, S. 433—439, 10 Fig.

SCHÜRHOFF, P. 1917. Über die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder von *Tradescantia virginica*. PRINGSEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57, S. 363—377, Taf. 4.
— 1918 a. Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. Flora, Bd. 110, S. 52—66, 3 Fig.
— 1918 b. Die Drüsenzellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon*. Biol. Centralbl., Bd. 38, S. 188—196, 14 Fig.
— 1919 a. Das Verhalten des Kerns in den Knöllchenzellen von *Podocarpus*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 373—379.
— 1919 b. Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. Archiv f. Zellforsch., Bd. 15, S. 145—159, Taf. 6.
— 1919 c. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 161—167.
— 1920 a. Der Embryosack von *Tussilago Farfara*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 38, S. 217—219, 1 Fig.
— 1920 b. Zur Frage des Auftretens von Amitosen bei Wasserpflanzen. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 37, Abt. I, S. 381—389, 6 Fig.
— 1920 c. Die Antipodenvermehrung der *Sparganiaceae*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 38, S. 346—349, 1 Fig.
— 1922. Die Teilung des vegetativen Pollenkorns bei *Eichhornia crassipes*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 40, S. 60—63, 1 Fig.
SCHÜSSLER, H. (†) 1917. Über die Teilung von *Scytomonas pusilla* STEIN; herausgegeben von MAX HARTMANN in: Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien I. Archiv f. Protistenkd., Bd. 38, S. 117—125, Taf. 5, 1 Fig.
SCHÜTT, F. 1895. Die Peridineen der Planktonexpedition. Ergebn. d. Planktonexpedition der HUMBOLDT-Stiftung. IV. (I. 1895). 170 S., 27 Taf.
SCHULTZE, W. H. 1910. Weitere Mitteilungen über Oxydasereaktionen an Gewebeschnitten. Münchener mediz. Wochenschrift, Bd. 57, S. 2171—2173.
SCHULZ, A. 1913. Die Geschichte der kultivierten Getreide. I. 134 S. Halle a. S.
SCHUSSNIG, B. 1919. Über den Zellkern der Protophyten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, S. 193—204.
SCHUSTOW, L. V. 1913. Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 11, S. 340—388, Taf. 14—16.
SCHWARTZ, E. J. 1910. Parasitic root diseases of the *Juncaceae*. Ann. of Bot., vol. 24, S. 511—522, Taf. 40.
— 1911. The life history and cytology of *Sorosphaera graminis*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 791—797, Taf. 61.
— 1912. Observations on *Asarum europaeum* and its mycorrhiza. Ann. of Bot., vol. 26, S. 769—776, Taf. 72.
— 1914. The *Plasmodiophoraceae* and their relationship to the *Mycetozoa* and the *Chytrideae*. Ann. of Bot., vol. 28, S. 227—240, Taf. 12.
SCHWARZ, FR. 1887. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 4, S. 79—93.
— 1892. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 5, S. 1—244, Taf. 1—8.
SCHWEIDLER, J. H. 1910. Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte bei *Moricandia arvensis* DC. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, S. 551—590, Taf. 11.
SCHWERE, S. 1896. Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* WEB. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen. Flora, Bd. 82, S. 32—66, Taf. 2—5.
SCOTT, D. H. 1888. On nuclei in *Oscillaria* and *Tolypothrix*. Journ. of the Linn. Soc. London. Botan., vol. 24, S. 188—192, Taf. 5.
SEATON, S. 1908. The development of the embryo-sac of *Nymphaea advena*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 35, S. 283—290, Taf. 18—19.
SEEFELDNER, G. 1912. Die Polyembryonie bei *Cynanchum vincetoxicum* (L.) PERS. Sitz-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl., Abt. I, Bd. 121, S. 274—296, 4 Taf., 8 Fig.
SEIFRIZ, W. 1921. Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection. Ann. of Bot., vol. 35, S. 269—296, 1 Fig.
SEILER, J. 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre. Bd. 8, S. 81—92, Taf. 1.
— 1922. Geschlechtschromosomen an Psychiden. III. Chromosomenkoppelungen bei *Solenobia pineti* Z. Eine zytologische Basis für die Faktorenaustausch-Hypothese. Archiv f. Zellforsch., Bd. 16, S. 171—216, Taf. 12, 7 Fig., 12 Tab.

SEILER, J. u. HANIEL, C. B. 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. Zeitschr. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 81—103, Taf. 2, 6 Fig., 1 Tab.
SENN, G. 1899. Über einige coloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg., Bd. 57, I. Abt., S. 39—104, Taf. 2—3.
— 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. 397 S., 9 Taf., 83 Fig. Leipzig.
— 1911. *Oxyrrhis, Nephroselmis* und einige Euflagellaten nebst Bemerkungen über deren System. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 97, S. 605—672, Taf. 30—31, 8 Fig.
— 1919. Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. IV. und V. Zeitschr. f. Bot., Bd. 11, S. 81—141, 10 Fig.
SERGUÉEFF, M. 1907. Contribution à la morphologie et la biologie des Aponogétonacées. Thèse Genève. 132 S., 5 Phot, 78 Fig.
SERVETTAZ, C. 1909. Monographie des Eléagnacées. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 25, Abt. II., S. 1—420, 155 Fig.
SHARP, L. W. 1911a. Nuclear phenomena in *Puccinia Podophylli.* Pr. N. Bot. Gaz., vol. 51, S. 463—464.
— 1911b. The embryosac of *Physostegia.* Bot. Gaz., vol. 52, S. 218—225, Taf. 6—7.
— 1912a. The orchid embryosac. Bot. Gaz., vol. 54, S. 372—385, Taf. 21—23.
— 1912b. Spermatogenesis in *Equisetum.* Bot. Gaz., vol. 54, S. 89—119, Taf. 7—8.
— 1913. Somatic chromosomes in *Vicia.* Cellule, t. 29, S. 297—331, 2 Taf.
— 1914a. Maturation in *Vicia.* Pr. N. Bot. Gaz, vol. 57, S. 531.
— 1914b. Spermatogenesis in *Marsilia.* Bot. Gaz., vol. 58, S. 419—431, Taf. 33—34.
— 1920a. Spermatogenesis in *Blasia.* Bot. Gaz., vol. 69, S. 258—268, Taf. 15.
— 1920b. Somatic chromosomes in *Tradescantia.* Amer. Journ. of Bot., vol. 8, S. 341—354, Taf. 22—23.
— 1921. An introduction to cytology. 452 S., 159 Fig. New-York.
SHATTUCK, CH. H. 1905. A morphological study of *Ulmus americana.* Bot. Gaz., vol. 40, S. 209—223, Taf. 7—9.
— 1910. The origin of heterospory in *Marsilia.* Bot. Gaz., vol. 49, S. 19—40, Taf. 3—6, 1 Fig.
SHAW, CH. H. 1904. Note on the sexual generation and the development of the seed-coats in certain of the *Papaveraceae.* Bull. Torrey bot. Club, vol. 31, S. 429 bis 433, Taf. 15.
SHAW, W. R. 1898a. Über die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsilia.* V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 16, S. 177—184, Taf. 11.
— 1898b. The fertilization of *Onoclea.* Ann. of Bot., vol. 12, S. 261—285, Taf. 19.
SHEPPARD, E. J. 1909. The disappearance of the nucleolus in mitosis. Journ. Roy. microsc. Soc., S. 551—554, Taf. 19.
SHIBATA, K. 1902a. Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora* L. Flora, Bd. 90, S. 61—66, Taf. 1.
— 1902b. Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa.* V. M. Biol. Centralbl., Bd. 22, S. 705—714.
— 1902c. Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 37, S. 643—684, Taf. 14—15.
— u. MIYAKE, K. 1908. Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata.* V. M. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 22, S. 141—143, Taf. 6.
— u. TAHARA, M. 1917. Studien über die Wurzelknöllchen. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 31, S. 157—182, Taf. 1, 16 Fig.
SHOEMAKER, O. N. 1905. On the development of *Hamamelis virginiana.* Bot. Gaz., vol. 39, S. 248—266, Taf. 6—7.
SHOWALTER, A. M. 1921. Chromosomes of *Conocephalum conicum.* Bot. Gaz., vol. 72, S. 245—249, Taf. 4—5.
SHREVE, F. 1906. The development and anatomy of *Sarracenia purpurea.* Bot. Gaz., vol. 42, S. 107—126, Taf. 3—5.
SHULL, G. H. 1911a. Defective inheritance-ratios in *Bursa* hybrids. Verh. naturf. Verein Brünn, Bd. 49, 12 S., 6 Taf.
— 1911b. Reversible sex-mutants in *Lychnis dioica.* Bot. Gaz., vol. 52, S. 329—368, 15 Fig.
— 1913. Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandryum.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 31, S. (40)—(80), Taf. 23, 2 Fig.
— 1914a. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris.* Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, S. 97—149, 7 Fig.

SHULL, G. H. 1914b. Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, S. 265—302, 5 Fig.
— 1921. Mendelian or non-Mendelian? Science, N. Ser., vol. 54, S. 213—216.
SIERP, H. 1914. Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 53, S. 55—124, 3 Fig.
SIGRIANSKI, A. 1913. Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* MEY. Univers. Genève. Instit. bot. Prof. Chodat. Sér. 8, Fasc. 10, 62 S., 74 Fig.
SIJPKENS, B. 1904a. On the nuclear division of *Fritillaria imperialis* L. Proc. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, S. 412—419.
— 1904b. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Rec. Trav. bot. Néerl., Bd. 1, S. 160—218, Taf. 4—6.
SIMON, S. V. 1920. Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Zeitschr. f. Botan., Bd. 12, S. 593—634, 4 Fig.
SIMONS, E. B. 1906. A morphological study of *Sargassum filipendula*. Bot. Gaz., vol. 41, S. 161—182, Taf. 10—11.
SINNOTT, E. W. 1913. The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpineae*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 39—82, Taf. 5—9, 9 Diagr.
SINOTO, Y. 1921. On the extrusion of nuclear substance in *Iris japonica* THUNB. Bot. Mag. Tokyo, vol. 35, S. (178)—(195). (Japanisch).
SJÖBRING, N. 1892. Über Kerne und Teilungen bei den Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 11, S. 65—68, 1 Taf.
SIRKS, M. J. 1917. Stérilité, auto-inconceptibilité et différenciation sexuelle physiologique. Arch. Néerl. Sc. exact. et nat. Sér. B, t. 3, S. 205—234.
SKOTTSBERG, C. 1913. Morphologische und embryologische Studien über die Myzodendraceen. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 51, Nr. 4, 34 S., 1 Taf., 15 Fig.
SKUPIEŃSKI, F. X. 1917. Sur la sexualité chez les champignons Myxomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 165, S. 118—121.
— 1918a. Sur la sexualité chez les champignons Myxomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 167, S. 31—33.
— 1918b. Sur la sexualité chez une espèce de Myxomycète Acrasiée. *Dictyostelium mucoroides*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 167, S. 960—962.
SMALL, J. 1919. The origin and development of the Compositae. XII. Miscellaneous topics. New Phytol., vol. 18, S. 129—176, Fig. 56—78.
SMITH, E. F. 1912. Pflanzenkrebs versus Menschenkrebs. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 34, S. 394—406.
SMITH, F. G. 1907. Morphology of the trunk and development of the microsporangium of Cycads. Bot. Gaz., vol. 43, S. 187—204, Taf. 10.
— 1910. Development of the ovulate strobilus and young ovule of *Zamia floridana*. Bot. Gaz., vol. 50, S. 128—141, 22 Fig.
SMITH, GR. 1900. The haustoria of the *Erysipheae*. Bot. Gaz., vol. 29, S. 153—184. Taf. 11—12.
SMITH, G. M. 1913. *Tetradesmus*, a new four-celled coenobic alga. Bull. Torrey bot. Club, vol. 40, S. 75—87, Taf. 1.
— 1914. The cell structure and colony formation in *Scenedesmus*. Archiv f. Protistenkd., Bd. 32, S. 278—297, Taf. 16—17.
— 1916a. Cytological studies in the *Protococcales*. I. Zoospore formation in *Characium Sieboldii* A. BR. Ann. of Bot., vol. 30, S. 459—466, Taf. 11.
— 1916b. Cytological studies in the *Protococcales*. II. Cell structure and zoospore formation in *Pediastrum Boryanum* (TURP.) MENEGH. Ann. of Bot., vol. 30, S. 467—479, Taf. 12, 4 Fig.
— 1918. Cytological studies in the *Protococcales*. III. Cell structure and autospore formation in *Tetraedron minimum* (A. BR.) HANSG. Ann. of Bot., vol. 32, S. 459—464, Taf. 15.
SMITH, H. L. 1886. A contribution to the life history of *Diatomaceae*. Proc. Amer. Sc. of Microsc., S. 1—37.
SMITH, I. S. 1904. The nutrition of the egg in *Zamia*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 346—352, 6 Fig.
SMITH, R. W. 1898. A contribution to the life history of the *Pontederiaceae*. Bot. Gaz., vol. 25, S. 324—337, Taf. 19—20.
— 1900a. The structure and development of the sporophylls and sporangia of *Isoetes*. Bot. Gaz., vol. 29, S. 225—258, 323—346, Taf. 13—20.

SMITH, R. W. 1900 b. The achromatic spindle in the spore mother-cells of *Osmunda regalis*. Bot. Gaz., vol. 30, S. 361—377, Taf. 22.
— 1910. The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. Bot. Gaz., vol. 49, S. 281—289, Taf. 19—20.
— 1911. The tetranucleate embryo sac of *Clintonia*. Bot. Gaz., vol. 52, S. 209—217, Taf. 5.
SMOLÁK, J. 1904. Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen. Bull. internat. Acad. sci. Bohême. Sep. 16 S., 36 Fig.
SÖDERBERG, E. 1919. Über die Pollenentwicklung bei *Chamaedorea corallina* KARST. Svensk bot. Tidskr., Bd. 13, S. 204—211.
SOKOLOWA, C. 1890. Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Bull. Soc. Impér. de Natur. de Moscou. N. Sér., t. 4, S. 446—497, Taf. 11—13, 9 Fig.
— 1897. Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden. Bull. Soc. Impér. de Natur. de Moscou. N. Sér., t. 9, S. 167—277, Taf. 3—5, 22 Fig.
SOLLA, R. F. 1920. Über Eiweißkrystalloide in den Zellkernen von *Albuca*. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. 69, S. 110—123, 6 Fig.
Graf SOLMS-LAUBACH, H., 1900. Cruciferenstudien I. Bot. Ztg., Bd. 58, I. Abt., S. 167—189, Taf. 7.
SOLTWEDEL, F. 1881. Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen, mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kernteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 15, S. 341—380, Taf. 16—18.
SOUÈGES, R. 1910/14. Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France, t. 57, S. 242—250, 266—275, 509—517, 569—576; t. 58, S. 128—135, 144—151, 188—195, 542—549, 629—636, 718—725; t. 59, S. 23—31, 51—56, 474—482, 545—550, 602—609; t. 60, S. 150—157, 237—243, 283—289, 506—514, 542—549, 615—621; t. 61, S. 27—32, 54—60, 437 Fig.
— 1914. Nouvelles recherches sur le développement de l'embryon chez les Crucifères. Ann. sc. nat. Sér. IX Bot., t. 19, S. 311—339, 73 Fig.
SPEK, J. 1918 a. Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 44, S. 1—113, 25 Fig.
— 1918 b. Differenzen im Quellungszustand der Plasmakolloide als eine Ursache der Gastrulainvagination, sowie der Einstülpungen und Faltungen von Zellplatten überhaupt. Kolloidchem. Beihefte, Bd. 9, S. 259—399, 25 Fig.
— 1920 a. Beiträge zur Kolloidchemie der Zellteilung. Kolloidchem. Beihefte, Bd. 12, S. 1—91.
— 1920 b. Über physikalisch-chemische Erklärungen der Veränderungen der Kernsubstanz. Archiv f. Entw.-Mechan., Bd. 46, S. 537—546.
SPERLICH, A. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Saugorganen der grünen Rhinanthaceen. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 11, S. 437—485, 1 Taf.
— 1906. Die Zellkernkrystalloide von *Alectorolophus*. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 21, Abt. I, S. 1—41, Taf. 1—4.
— 1919. Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus unregelmäßig übergehender Faktor. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl., Abt. I, Bd. 128, S. 379—475, 4 Taf., 4 Fig.
SPILLMAN, W. J. 1908. Spurious allelomorphism: results of some recent investigations. Amer. Natur., vol. 42, S. 610—615.
— 1911. A theory of Mendelian phenomena. Amer. Breed. Assoc. vol. 6, S. 78 bis 90.
— 1912. Chromosomes in wheat and rye. Science N. Ser., vol. 35, S. 104.
SPISAR, K. 1906. Zur Cytologie der ungegliederten Milchröhren. Sitz.-Ber. K. Böhm. Ges. d. Wiss. Kl. II. Sep. 16 S, 1 Taf.
SPRATT, E. R. 1911. Some observations on the life-history of *Anabaena Cycadeae*. Ann. of. Bot., vol. 25, S. 369—380, Taf. 32.
— 1912 a. The morphology of the root tubercles of *Alnus* and *Elaeagnus*, and the polymorphism of the organism causing their formation. Ann. of Bot., vol. 26, S. 119—128, Taf. 13—14.
— 1912 b. The formation and physiological significance of root nodules in the *Podocarpineae*. Ann. of. Bot., vol. 26, S. 801—814, Taf. 77—80.
SPRECHER, A. 1907. Le *Gingko biloba* L. Thèse Genève. 207 S., 2 Taf., 225 Fig.
— 1909. Recherches sur l'origine du système sécréteur du *Ginkgo biloba* L. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 24, I. Abt., S. 68—82, Taf. 1—2, 19 Fig.

STAHL, E. 1885. Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der *Equisetum*-sporen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 3, S. 334—340, 1 Fig.

STÅLFELT, M. G. 1919. Über die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von *Pisum sativum*. V. M. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 13, S. 61—70.

— 1920. Ein neuer Fall von tagesperiodischem Rhythmus. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 14, S. 186—189.

— 1921. Studien über die Periodicität der Zellteilung und sich daran anschließende Erscheinungen. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., vol. 62, 114 S.

STARK, P. 1921. Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge mit besonderer Berücksichtigung der Reizübertragung auf fremde Arten und Gattungen. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60, S. 67—134, 39 Fig.

STARR, A. M. 1910. The microsporophylls of *Gingko*. Bot. Gaz., vol. 49, S. 51—55, Taf. 7.

STAUFFACHER, H. 1910 a. Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Zeitschr. wiss. Zoolog., Bd. 95, S. 1—120, Taf. 1—2, 3 Fig.

— 1910 b. Über Chlorophyllkörner und Erythrocyten. Verh. Schweiz. naturf. Ges. 93. Jahresversammlg, Bd. 1, S. 269—272.

— 1911 a. Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 98, S. 478—527, Taf. 23, 5 Fig.

— 1911 b. Die Rolle des Nukleins in der Fortpflanzung. Verh. Schweiz. naturf. Ges., 94. Jahresvers., Bd. 1, Sep. 24 S.

— 1914. Zellstudien. I. Bemerkungen zu den Methoden der modernen Zellforschung. Zeitschr. wiss. Zoolog., Bd. 109, S. 393—484, Taf. 10—11, 1 Fig.

— 1919. Zur Frage nach dem Erreger der Grippe. V. Mitt., 7 S., 3 Photogr., Frauenfeld.

ŠTEFAN, J. 1906. Studien zur Frage der Leguminosenknöllchen. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 16, S. 131—149, 2 Taf.

STEIL, W. N. 1915. Apogamy in *Nephrodium hirtipes*. Bot. Gaz., vol. 59, S. 254 bis 255.

— 1918. Method for staining antherozoid of Fern. Bot. Gaz., vol. 65, S. 562 bis 563, 1 Fig.

— 1919. A study of apogamy in *Nephrodium hirtipes* H. K. Ann. of Bot., vol. 33, S. 109—132, Taf. 5—7.

STEPHENS, E. L. 1909. The embryosac and embryo of certain *Penaeaceae*. Ann. of Bot., vol. 23, S. 363—378, Taf. 25—26.

— u. SYKES, M. G. 1910. Preliminary note on apogamy in *Pteris Droogmantiana*. Ann. of Bot., vol. 24, S. 487.

STEVENS, F. L. 1899. The compound oosphere of *Albugo Bliti*. Bot. Gaz., vol. 28, S. 149—176, 225—245, Taf. 11—15.

— 1901 a. Die Gametogenese und Befruchtung bei *Albugo*. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 171—176, Taf. 8.

— 1901 b. Gametogenesis and fertilization in *Albugo*. Bot. Gaz., vol. 32, S. 77—98, 157—169, 238—261, Taf. 1—4, 9 Fig.

— 1902. Studies in the fertilization of *Phycomycetes*. Bot. Gaz., vol. 34, S. 420 bis 425, Taf. 17.

— 1904. Oogenesis and fertilization in *Albugo Ipomoeae-panduranae*. Bot. Gaz., vol. 38, S. 300—302, 2 Fig.

— 1907. Some remarkable nuclear structures in *Synchytrium*. Annal. mycol., vol. 5, S. 480—484, Taf. 13.

— u. STEVENS, A. C. 1903. Mitosis in the primary nucleus in *Synchytrium decipiens* FARL. Bot. Gaz., vol. 35, S. 405—415, Taf. 16—17.

STEVENS, N. E. 1911. Dioecism in the trailing arbutus, with notes on the morphology of the seed. Bull. Torrey bot. Club, vol. 38, S. 531—543, 4 Fig.

— 1912 a. The morphology of the seed of buckwheat. Bot. Gaz., vol. 53, S. 59 bis 66, 8 Fig.

— 1912 b. Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz., vol. 53, S. 277—308, Taf. 21—23.

— 1919. The development of the endosperm in *Vaccinium corymbosum*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 46, S. 465—468, 4 Fig.

STEVENS, W. C. 1898 a. Über Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 16, S. 261—265, Taf. 15.

— 1898 b. The behavior of kinoplasm and nucleolus in the division of the pollen mother cells of *Asclepias Cornuti*. Kansas Univ. Quart., vol. 7, S. 77—85, Taf. 5.

STEVENS, W. C. 1905. Spore formation in *Botrychium virginianum*. Ann. of Bot., vol. 19, S. 465—474, Taf. 28—30.
— 1911. On the development of the sporangia and spores of *Aneimia Phyllitidis*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 1059—1068, Taf. 84—85.
STEWART, E. G. 1919. Mucilage or slime formation in the Cacti. Bull. Torrey bot. Club, vol. 46, S. 157—166, Taf. 8.
STILES, W. 1911. A note on the gametophytes of *Dacrydium*. New Phytolog., vol. 10, S. 342—347, 4 Fig.
— 1912. The *Podocarpeae*. Ann. of Bot., vol. 26, S. 443—514, Taf. 46—48, 8 Fig.
STOCK, G. 1892. Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. COHNs Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 6, S. 213—235, Taf. 1.
STOCKARD, CH. R. 1906. Cytological changes accompanying secretion in the nectar-glands of *Vicia Faba*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 33, S. 247—262, Taf. 10 bis 11.
STOCKBERGER, W. 1910. The effect of some toxic solutions on mitosis. Bot. Gaz., vol. 49, S. 401—429, 7 Fig.
STOCKMAYER, S. 1894. Über Spaltalgen. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12, S. (102) bis (104).
STOLT, K. A. H. 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 61, Nr. 14, 56 S., 123 Fig.
STOMPS, TH. J. 1910. Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Diss. Amsterdam. 162 S., 3 Taf. (Deutsch das Wesentliche unter dem Titel: „Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea*“ in: Biol. Centralbl., Bd. 31, S. 257—309, Taf. 1—3, Fig. A—C).
— 1912a. Die Entstehung von *Oenothera gigas* DE VRIES. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 30, S. 406—416.
— 1912b. Mutation bei *Oenothera biennis* L. Biolog. Centralbl., Bd. 32, S. 521 bis 535, 1 Taf., 1 Fig.
— 1914. Parallele Mutationen bei *Oenothera biennis* L. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 179—188.
— 1915. Nieuwe banen voor het kankeronderzoek. Nederl. Tijdschr. v. Geneeskd., S. 587—592.
— 1916. Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. Biol. Centralbl., Bd. 36, S. 129—160.
— 1917. Über die verschiedenen Zustände der Pangene. Biol. Centralbl., Bd. 37, S. 161—177, 4 Fig.
— 1919. *Gigas*-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 21, S. 65—90, Taf. 1—3, 4 Fig.
— 1920. Über zwei Typen von Weißrandbunt bei *Oenothera biennis* L. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 22, S. 261—274.
STOPES, M. C. u. FUJII, K. 1906. The nutritive relations of the surrounding tissues to the archegonia in Gymnosperms. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 20, Abt. I, S. 1—24, Taf. 1.
STOPPEL, R. 1907. *Eremascus fertilis* nov. spec. Flora, Bd. 97, S. 332—346, Taf. 11 bis 12, 6 Fig.
— 1920. Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. Zeitschr. f. Bot., Bd. 12, S. 529—575.
STORK, H. E. 1920a. Biology, morphology and cytoplasmic structure of *Aleurodiscus*. Amer. Journ. of Bot., vol. 7, S. 445—457, Taf. 31—33.
— 1920b. Studies in the genus *Taraxacum*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 47, S. 199 bis 210, Taf. 6—7.
STOUT, A. B. 1913. The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, S. 114—140, Taf. 11—12.
— 1919. Intersexes in *Plantago lanceolata*. Bot. Gaz., vol. 68, S. 109—133, Taf. 12—13.
— 1920. Further experimental studies on self-incompatibility in hermaphrodite plants. Journ. of Genetics, vol. 9, S. 85—129.
STRASBURGER, E. 1866. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 5, S. 297—342, Taf. 35—42.
— 1872. Die Coniferen und die Gnetaceen. 442 S. u. Atlas von 26 Taf. Jena.
— 1875. Über Zellbildung und Zellteilung. 256 S., 7 Taf. Jena.
— 1876. Über Zellbildung und Zellteilung nebst Untersuchungen über Befruchtung. 2. Aufl., 332 S., 8 Taf. Jena.

STRASBURGER, E. 1878a. Über Befruchtung und Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 11, S. 435–536, Taf. 27—35.

— 1878b. Über Polyembryonie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 12, S. 647 bis 670, Taf. 15—19.

— 1879a. Die Angiospermen und die Gymnospermen. 173 S., 22 Taf. Jena.

— 1879b. Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. Bot. Ztg., Bd. 37, Sp. 265—279, 281—288, Taf. 4.

— 1879c. Über ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungsobjekt. Sitz.-Ber. Jen. Ges. Med. u. Naturwiss., S. 93—104.

— 1880a. Zellbildung und Zellteilung. 3. umgearb. Aufl., 392 S., 14 Taf., 1 Fig. Jena.

— 1880b. Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*. Bot. Ztg., Bd. 38, Sp. 845—854, 857—868, Taf. 12.

— 1882a. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 264 S., 8 Taf. Jena.

— 1882b. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 21, S. 476—590, Taf. 25 bis 27.

— 1884a. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. 176 S., 2 Taf. Jena.

— 1884b. Die Controversen der indirecten Kernteilung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, S. 246—304, Taf. 13—14.

— 1884c. Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Bot. Ztg., Bd. 42, Sp. 305—316, 321—326, Taf. 3.

— 1884d. Die Endospermbildung bei *Daphne*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 2, S. 112 bis 114.

— 1884e. Das kleine botanische Praktikum. 285 S., 114 Fig. Jena.

— 1885. Zu *Santalum* und *Daphne*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 3, S. 105—113, Taf. 9.

— 1886. Über fremdartige Bestäubung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 17, S. 50—98, 1 Fig.

— 1888. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Histolog. Beitr., Heft 1, 258 S., 3 Taf. Jena.

— 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histolog. Beitr., Heft 3, 1000 S., 5 Taf., 17 Fig. Jena.

— 1892a. Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Histolog. Beitr., Heft 4, S. 1—46, Taf. 1—2. Jena.

— 1892b. Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histolog. Beitr., Heft 4, S. 47—158, Taf. 3. Jena.

— 1893a. Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zellteilungsfragen. Anat. Anz., Bd. 8, S. 177—191.

— 1893b. Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histolog. Beitr., Heft 5, S. 95—124. Jena.

— 1894a. The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms. Ann. of Bot., vol. 8, S. 281—316.

— 1894b. Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., Bd. 14, S. 817—838, 849—866.

— 1895. Karyokinetische Probleme. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 28, S. 151—204, Taf. 2—3.

— 1897a. Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 351—374, Taf. 17—18.

— 1897b. Über Cytoplasmastructuren, Kern- und Zellteilung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 375—405, 2 Fig.

— 1897c. Über Befruchtung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 406—422.

— 1898. Die pflanzlichen Zellhäute. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31, S. 511—598, Taf. 15—16.

— 1900a. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histolog. Beitr., Heft 6, 224 S., 4 Taf. Jena.

— 1900b. Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Ztg., Bd. 58, II. Abt., Sp. 293—316.

— 1900c. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl., Bd. 20, S. 657—665, 689—731, 753—785, 1 Fig.

— 1901a. Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, S. 493—610, Taf. 14—15.

STRASBURGER, E. 1901 b. Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei *Asclepias*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 450—461, Taf. 24.
— 1901 c. Über Befruchtung. Bot. Ztg., Bd. 59, II. Abt., Sp. 353—368.
— 1902 a. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, S. 477—526, Taf. 9—11.
— 1902 b. Das botanische Praktikum. 4. Aufl., 771 S., 230 Fig. Jena.
— 1904 a. Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe, nebst anschließenden Erörterungen. Festschr. f. HAECKEL. Denkschr. med.-naturwiss. Ges., Jena, S. 1—16, Taf. 1—2.
— 1904 b. Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, S. 88—164, Taf. 1—4.
— 1904 c. Über Reduktionsteilung. Sitzber. K. Akad. Wiss. Berlin, S. 587—614, 9 u. 7 Fig.
— 1905 a. Die Samenanlage von *Drymis Winteri* und die Endospermbildung bei Angiospermen. Flora, Bd. 95, S. 215—231, Taf. 7—8.
— 1905 b. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. 68 S., 34 Fig. Jena.
— 1905 c. Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 1—71, Taf. 1.
— 1906. Die Ontogenie der Zelle. Progr. rei bot., Bd. 1, S. 1—138, 40 Fig.
— 1907 a. Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, S. 123—191, Taf. 3—8.
— 1907 b. Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, S. 482—555, Taf. 5—7, 1 Fig.
— 1908 a. Einiges über Characeen und Amitose. Festschr. f. WIESNER, S. 24—47, Taf. 1. Wien.
— 1908 b. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, S. 479—570, Taf. 1—3.
— 1909 a. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr., Heft 7, 124 S., 3 Taf. Jena.
— 1909 b. Die Chromosomenzahlen der *Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY. Annal. jard. bot. Buitenzorg, 3. suppl. (TREUB-Festschr.) S. 13—18.
— 1909 c. Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 1, S. 507—525, Taf. 4.
— 1910 a. Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100, S. 398—446, Taf. 6.
— 1910 b. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, S. 245—288, Taf. 7—10.
— 1910 c. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, S. 427—520, Taf. 9—10.
— 1911. Kernteilungsbilder bei der Erbse. Flora, Bd. 102, S. 1—23, Taf. 1.
— 1913 (†) Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre. Kultur der Gegenwart. Teil III. Abt. IV, 1. Bot. Teil, Bd. 2, S. 1—174, 77 Fig.
— (in Gemeinsch. m. A. DE BARY). 1877. *Acetabularia mediterranea*. Bot. Ztg., Bd. 35, Sp. 713—728, 729—743, 745—758, Taf. 13, 1 Fig.
— u. KÖRNICKE, M. 1913. Das botanische Praktikum. 5. Aufl., 860 S., 246 Fig. Jena.
— u. MOTTIER, D. M. 1897. Über den zweiten Teilungsschritt in Pollenmutterzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 15, S. 327—332, Taf. 15.
STRUMPF, E. 1898. Zur Histologie der Kiefer. Anzeig. Akad. Wiss. Krakau, S. 312 bis 317.
STURTEVANT, A. H. 1915. The behavior of the chromosomes as studied through linkage. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 13, S. 234—287.
— 1917. Crossing over without chiasmatypie? Genetics, vol. 2, S. 301—304.
— BRIDGES, C. B. u. MORGAN, T. H. 1919. The spatial relations of genes. Proc. Nation. Acad. Sc., vol. 5, S. 168—173.
SUESSENGUTH, K. 1920. Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. (Diss. München.) Beihefte bot. Centralbl., Bd. 38, Abt. II, S. 1—79, 18 Fig.
— 1921. Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. Flora, Bd. 114, S. 313—328, 21 Fig.
SUMBAL, J. 1913. Über das Volutin, Chromatin und Nuklein. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 15, S. 456—467.

SURFACE, F. M. 1905. Contribution to the life history of *Sanguinaria canadensis.* Ohio Natur., vol. 6, S. 379—385, Taf. 25—26.
— 1916. On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua* × *A. sativa var.* KHERSON. Proc. Nation. Acad. Sc., vol. 2, S. 478—484, 3 Fig.
SUTTON, W. S. 1902 a. On the morphology of the chromosomes in *Brachystola magna.* Biol. Bull. of the Marine Biol. Labor. Woods Hole, Mass., vol. 4, S. 24—39, 11 Fig.
— 1902 b. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. of the Marine Biol. Labor. Woods Hole, Mass., vol. 4, S. 231—248.
SVEDELIUS, N. 1908. Über den Bau und die Entwicklung der Florideengattung *Martensia.* K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Bd. 43, Nr. 7, 101 S., 4 Taf., 62 Fig.
— 1911. Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea.* Svensk bot. Tidskrift, Bd. 5, S. 260—324, Taf. 2—3, 16 Fig.
— 1912. Über die Spermatienbildung bei *Delesseria sanguinea.* Svensk bot. Tidskrift, Bd. 6, S. 239—265, Taf. 5—6, 11 Fig.
— 1914 a. Über die Zystokarpienbildung bei *Delesseria sanguinea.* Svensk bot. Tidskrift, Bd. 8, S. 1—32, Taf. 1—2, 22 Fig.
— 1914 b. Über die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen bei *Nitophyllum punctatum.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 48—57, Taf. 1, 1 Fig.
— 1914 c. Über Sporen an Geschlechtspflanzen von *Nitophyllum punctatum.* Ein Beitrag zur Frage des Generationswechsels der Florideen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 106—116, Taf. 2, 1 Fig.
— 1915. Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata.* Ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht tetrasporenbildenden Florideen. Nov. acta reg. Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. IV, vol. 4, Nr. 4, 55 S., 32 Fig.
— 1917. Die Monosporen bei *Helminthora divaricata* nebst Notiz über die Zweikernigkeit ihres Karpogons. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 34, S. 212—224, 7 Fig.
— 1921. Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 39, S. 178—187.
SWELLENGREBEL, N. H. 1905. Sur la division nucléaire de la levure pressée. Annal. Inst. Pasteur, t. 19, S. 503—515.
— 1906. Zur Kenntnis der Zytologie von *Bacillus maximus buccalis* (MILLER). Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 16, S. 617—628, 673—681, 1 Taf.
— 1907 a. Zur Kenntnis der Zytologie der Bakterien. Centralbl. f. Bakt. II. Abt., Bd. 19, S. 193—201, 21 Fig.
— 1907 b. Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. Annal. Inst. Pasteur, t. 21, S. 448—465, 562—586, Taf. 11—12, 3 Fig.
— 1908. Sur la cytologie de *Sphaerotilus natans* (MIGULA). C. R. Soc. Biol. Paris, t. 65, S. 41—43, 10 Fig.
— 1909 a. Neuere Untersuchungen über die vergleichende Zytologie der Spirillen und Spirochaeten. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 49, S. 529—551, 2 Taf., 4 Fig.
— 1909 b. Untersuchungen über die Zytologie einiger Fadenbakterien. Archiv f. Hygiene, Bd. 70, S. 380—404, Taf. 2—3.
— 1910. Note on the cytology of *Calothrix fusca.* Quart. Journ. micr. Science, vol. 54, S. 623—629, Taf. 32.
— 1913. Zur Kenntnis der Sporenbildung bei den Bakterien. Archiv f. Protistenkd., Bd. 31, S. 277—285, Taf. 18.
SWINGLE, D. B. 1903. Formation of the spores in the sporangia of *Rhizopus nigricans* and of *Phycomyces nitens.* Bull. Bureau Plant Industry, Nr. 37, S. 9—40, 6 Taf.
SWINGLE, W. T. 1897. Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 297—350, Taf. 15—16.
— 1913. Variation in first generation hybrids. (Imperfect dominance): its possible explanation through zygotaxis. Rapp. 4. Confér. intern. de Génétique Paris, S. 381—393, 10 Fig.
— u. WEBBER, H. J. 1898. Hybrids and their utilization in plant breeding. Yearbook U. S. Dept. Agric. 1897, S. 383—420, Taf. 17—20, 13 Fig.
SYKES, M. G. 1908 a. Nuclear division in *Funkia.* Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 380 bis 398, Taf. 8—9, 1 Fig.
— 1908 b. Note on the number of the somatic chromosomes in *Funkia.* Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 525—527, Taf. 16.
— 1909. Note on the nuclei of some unisexual plants. Ann. of Bot., vol. 23, S. 341.
— (-THODAY). 1911. On the histological relations between *Cuscuta* and its host. Ann. of Bot., vol. 25, S. 655—682, Taf. 49—51.

SYPKENS, B. 1904. S. unter SIJPKENS.
TÄCKHOLM, G. 1914. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von *Lopezia coronata* ANDR. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 8, S. 223—234, 5 Fig.
— 1915. Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 9, S. 294—361, 16 Fig.
— 1916. Zur Antipodenentwicklung der Kompositengattungen *Cosmidium* und *Cosmos*. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 10, S. 423—437, 4 Fig.
— 1920. On the cytology of the genus *Rosa*. Pr. Note. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 14, S. 300—311, 3 Fig.
— u. SÖDERBERG, E. 1917. Über die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum*, nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. Arkiv f. Bot., Bd. 15, Nr. 8, 14 S., 1 Fig.
— — 1918. Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. Svensk bot. Tidskrift, Bd. 12, S. 189—201, 9 Fig.
TAHARA, M. 1910 a. Über die Zahl der Chromosomen von *Crepis japonica* BENTH. Bot. Magaz. Tokyo, Bd. 24, S. 23—27, Taf. 2.
— 1910 b. Über die Kernteilung bei *Morus*. Bot. Magaz. Tokyo, Bd. 24, S. 281 bis 289, Taf. 9.
— 1913. Oogonium liberation and the embryogeny of some Fucaceous algae. Journ. of the Coll. of Science Imp. Univers. Tokyo, vol. 32, Art. 9, 13 S., 3 Taf., 5 Fig.
— 1914. The chromosome number of „Shasta daisy". Bot. Magaz. Tokyo, vol. 28, S. (515)—(516), 1 Fig. (Japanisch).
— 1915 a. Cytological studies on *Chrysanthemum*. Prel. Note. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. 48—50 (s. dazu die Fig. aus d. japan. Abhandl. Nr. 336, S. (491) bis (493), Nr. 337—339, S. (6), (7), (9), (15)).
— 1915 b. Cytological investigation on the root-tips of *Helianthus annuus*, with special reference to the behavior of the nucleolus. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. (1)—(5), 2 Fig. (Japanisch).
— 1915 c. The chromosomes of *Papaver*. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. (254) bis (257), 3 Fig. (Japanisch).
— 1915 d. Parthenogenesis in *Erigeron annuus*. Prel. Note. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. (245)—(254), 5 Fig. (Japanisch).
— 1921. Cytologische Studien an einigen Kompositen. Journ. Coll. of Science Imp. Univ. Tokyo, vol. 43, Art. 7, 53 S., 4 Taf., 15 Fig.
— u. ISHIKAWA, M. 1911. The number of chromosomes of *Crepis lanceolata var. platyphyllum*. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 25, S. (119)—(121), 6 Fig. (Japanisch).
TAKAMINE, N. 1915. Über die Prophasen der Kernteilungen von *Cardiocrinum cordatum* (THUNB.) MAKINO. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 29, S. (17)—(23), 5 Fig. (Japanisch).
— 1916. Über die ruhenden und die präsynaptischen Phasen der Reduktionsteilung. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 30, S. 293—303, 23 Fig.
— 1921. Some observations in the life history of *Isoetes*. Bot. Mag. Tokyo, vol. 35, S. 184—190, 9 Fig.
TAMBA, K. 1887. Die Herkunft der Zellkerne in den Gefäßthyllen von *Cucurbita*. Sitzber. phys. med. Ges. Erlangen, Bd. 19, S. 4—5, 2 Fig.
TANGL, E. 1881. Über die Teilung der Kerne in *Spirogyra*-Zellen. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 85, S. 268—291, 2 Taf.
— 1882. Die Kern- und Zellteilungen bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva* L. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Kl, Bd. 45, S. 67—86, 4 Taf.
— 1885. Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 90, S. 10—38.
TANNERT, P. 1905. Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. Diss. Zürich. 52 S., 1 Taf., 12 Fig.
TAYLOR, W. R. 1920 a. A morphological and cytological study of reproduction in the genus *Acer*. Contrib. Bot. Labor. Univ. of Pennsylvan., vol. 5, 30 S., Taf. 6—11.
— 1920 b. On the production of new cell formations in plants. Contrib. Bot. Labor. Univ. of Pennsylvan., vol. 4, S. 271—300.
v. TELLYESNICKY, K. P. 1902. Zur Kritik der Kernstrukturen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 60, S. 681—706.
— 1905. Ruhekern und Mitose. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 66, S. 367—433, Taf. 24—28.

TENOPYR, L. A. 1918. On the constancy of cell shape in leaves of varying shape. Bull. Torrey bot. Club, vol. 45, S. 51—76, 1 Fig.

TÉODORESCO, E. C. 1912 a. Assimilation de l'azote et du phosphore par les Algues inférieures. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, S. 300—303.

— 1912 b. Sur la présence d'une nucléase chez les Algues. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, S. 464—466.

— 1912 c. Influence de la température sur la nucléase. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155., S. 554—557.

TERNETZ, CH. 1900. Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* PERS. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, S. 273—312, Taf. 7.

THIBOUT, E. 1896. Recherches sur l'appareil mâle des Gymnospermes. Thèse Lille. 265 S., 16 Taf., 58 Fig.

THÖRNER, W. 1921. Über den Sauerstoffstrom im tierischen Gewebe. Sauerstofforte und Reduktionsorte nach P. G. UNNA. Naturwissensch., Bd. 9, S. 225—230.

THOM, C. 1899. The process of fertilization in *Aspidium* and *Adiantum*. Transact. Acad. Sc. St. Louis, vol. 9, S. 285—314, Taf. 36—38.

THOMAS, E. M. 1900 a. On the presence of vermiform nuclei in a Dicotyledon. Ann. of Bot., vol. 14, S. 318—319.

— 1900 b. Double fertilization in a Dicotyledon — *Caltha palustris*. Ann. of. Bot., vol. 14, S. 527—535, Taf. 30.

THOMAS, R. H. 1913. *Nicotiana* crosses. Rapp. 4. Confér. intern. de Génétique Paris, S. 450—461.

THOMPSON, W. P. 1915. Preliminary note on the morphology of *Gnetum*. Amer. Journ. of Bot., vol. 2, S. 161.

— 1916. The morphology and affinities of *Gnetum*. Amer. Journ. of Bot., vol. 3, S. 135—184, Taf. 2—7.

THURSTON, H. W. 1919. Sex in the *Conjugatae* and the relative frequency of the different types of conjugation. Bull. Torrey bot. Club, vol. 46, S. 441—446.

TIMBERLAKE, H. G. 1900. The development and function of the cell-plate in higher plants. Bot. Gaz., vol. 30, S. 73—99, 154—170, Taf. 8—9.

— 1901. Development and structure of the swarm-spores of *Hydrodictyon*. Transact. Wisconsin Acad. Sc., Arts and Letters, vol. 13, S. 486—522, Taf. 29—30.

TISCHLER, G. 1899. Über die Verwandlung der Plasmastränge in Cellulose im Embryosack bei *Pedicularis*. (Diss. Bonn). Schriften Physik. ökonom. Ges. Königsberg, Bd. 40, S. 1—18, Taf. 1—2.

— 1900. Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. Naturhist. Med. Ver. Heidelberg N. F., Bd. 6, S. 351—380, Taf. 8—9.

— 1901 a. Die Bildung der Cellulose. Eine theoretische Studie. Biol. Centralbl., Bd. 21, S. 247—255.

— 1901 b. Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14, S. (95)—(107), Taf. 25, 1 Fig.

— 1903. Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* POIR. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21, S. 82—89, Taf. 5.

— 1903 b. Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 15, S. 408—420, Taf. 5.

— 1905. Besprechung der Arbeit von K. GIESENHAGEN: Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Bot. Ztg., Bd. 63, II. Abt., Sp. 145—149.

— 1906 a. Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 545—578, Taf. 15.

— 1906 b. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, S. 83—96, Taf. 7.

— 1907. Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 25, S. 376—383.

— 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 33—151, 120 Fig.

— 1909. Untersuchungen an Mangrove- und Orchideen-Wurzeln mit spezieller Beziehung auf die Statolithen-Theorie des Geotropismus. Annal. jard. bot. Buitenzorg., Suppl. 3 (TREUB-Festschr.), S. 131—186, Taf. 10, 8 Fig.

— 1910. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 622—670, Taf. 30—31.

— 1911. Untersuchungen über die Beeinflussung der *Euphorbia Cyparissias* durch *Uromyces Pisi*. Flora, Bd. 104, S. 1—64, 26 Fig.

TISCHLER, G. 1912. Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52, S. 1—84, Taf. 1—2, 30 Fig.
— 1915 a. Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, S. 53—90, Taf. 1, 7 Fig.
— 1915 b. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreich. Progr. rei bot., Bd. 5, S. 164—284.
— 1917 a. Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks von *Lythrum Salicaria*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 35, S. 233—246, Taf. 4.
— 1917 b. Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot., Bd. 9, S. 417—488, Taf. 4.
— 1918 a. Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei *Lythrum Salicaria* mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". Flora, Bd. 111/112. (Festschr. f. STAHL). S. 162—193, Taf. 3, 8 Fig.
— 1918 b. Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylie-Problem bei *Primula*. Festschr. z. Feier des 100jähr. Bestehens d. Kgl. Landw. Hochschule Hohenheim, S. 254—273, 4 Fig.
— 1918 c. Das Heterostylie-Problem. Biol. Centralbl., Bd. 38, S. 461—479.
— 1918 d. Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis var. Pseudodonax*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, S. 549—558, Taf. 17.
— 1920. Über die sogenannten „Erbsubstanzen" und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. Biol. Centralbl., Bd. 40, S. 15—28.
— 1921. (Bisher nicht publizierte Untersuchungen.)
TISON, A. 1919. Sur le suspenseur du *Trapa natans* L. Rev. génér. Bot., t. 31, S. 219 bis 228, Taf. 4, 5 Fig.
TOBLER, F. 1917. Ein neues tropisches *Phyllosiphon*, seine Lebensweise und Entwicklung. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58, S. 1—28, Taf. 1, 11 Fig.
TOBLER-WOLFF, G. 1913. Die Synchytrien. Studien zu einer Monographie der Gattung. Archiv f. Protistenkd., Bd. 28, S. 141—238, Taf. 10—13.
TORREY, J. C. 1902. Cytological changes accompanying the secretion of diastase. Bull. Torrey bot. Club, vol. 29, S. 421—435, Taf. 20.
TOUMEY, J. W. 1900. An inquiry into the cause and nature of crown-galls. Publ. Arizona Agric. Exp. Stat., Bull. 33, 64 S., 31 Fig. Washington.
TOURNOIS, J. 1911. Formation d'embryons chez le houblon par l'action du pollen de chanvre. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 153, S. 1160—1162.
— 1914. Etudes sur la sexualité du houblon. Ann. Sc. nat. Sér. IX Bot., t. 19, S. 49—191, Taf. 6—10, 23 Fig.
TOWER, W. L. 1906. An investigation of evolution in Chrysomelid Beetles of the genus *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Washington, Publ. Nr. 48. 320 S., 30 Taf., 31 Fig.
TOWNSEND, CH. O. 1897. Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, S. 484—510, Taf. 20—21.
TRAMBUSTI, A. u. GALEOTTI, G. 1892. Neuer Beitrag zum Studium der inneren Struktur der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 11, S. 717—722, 1 Taf.
TRANSEAU, E. N. 1919. Hybrids among species of *Spirogyra*. Amer. Natural., vol. 53, S. 109—119, 7 Fig.
TRAUBE, J. 1915. Zur Theorie der Färbung. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 48, S. 938—946.
— 1919. Kolloide Vorgänge beim Binden des Gipses. Strukturen im Gips. Kolloid-Zeitschr., Bd. 25, S. 62—66, 3 Fig.
TRETJAKOW, S. 1895. Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 13, S. 13—17, Taf. 2.
TREUB, M. 1878. Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Natuurk. Verh. K. Akad. d. Wetensch. Amsterdam, Deel 19, 35 S., 4 Taf.
— 1879. Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. Natuurk. Verh. K. Akad. d. Wetensch. Amsterdam, Deel 19, 50 S., 8 Taf.
— 1880 a. Sur des cellules végétales à plusieurs noyaux. Archiv. Néerland., t. 15, S. 39—60, Taf. 2—4.
— 1880 b. Notice sur les noyaux des cellules végétales. Archiv. de Biolog., t. 1, S. 393—403, Taf. 16.
— 1886. Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'*Heterodera javanica* dans les racines de la canne à sucre. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 6, S. 93—96, Taf. 10.

TREUB, M. 1891. Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 10, S. 145—231, Taf. 12—32.
— 1898. L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* BL. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 15, S. 1—25, Taf. 1—8.
— 1911. Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes (Nouv. série des recherches). Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 24, S. 1—17, Taf. 1—5.
— u. MELLINK, J. F. A. 1880. Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. Archiv. Néerland., t. 15, S. 452—457, Taf. 9—10.
TRÖNDLE, A. 1907. Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. Bot. Ztg., Bd. 65, I. Abt., S. 187—216, Taf. 5, 13 Fig.
— 1911. Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 593—619, Taf. 5, 20 Fig.
— 1912. Der Nukleolus von *Spirogyra* und die Chromosomen höherer Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, S. 721—743.
TROW, A. H. 1895. The karyology of *Saprolegnia*. Ann. of Bot., S. 609—652, Taf. 24—25.
— 1899. Observations on the biology and cytology of a new variety of *Achlya Americana*. Ann. of. Bot., vol. 13, S. 131—179, Taf. 8—10.
— 1901. Observations on the biology and cytology of *Pythium ultimum* n. sp. Ann. of. Bot., vol. 15, S. 269—312, Taf. 15—16.
— 1904. On fertilization in the *Saprolegnieae*. Ann. of Bot., vol. 18, S. 541—569, Taf. 34—36.
— 1916. A criticism of the hypothesis of „Linkage" and „Crossing over". Journ. of Genetics, vol. 5, S. 281—297.
TSCHACHOTIN, S. 1920. La méthode de la radiopiqûre microscopique; moyen d'analyse en cytologie expérimentale. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 171, S. 1237—1240.
TSCHENZOFF, B. 1916. Die Kernteilung bei *Euglena viridis* EHRBG. Archiv f. Protistenkd., Bd. 36, S. 137—173, Taf. 11—12, 2 Fig.
V. TSCHERMAK, A. 1916. Allgemeine Physiologie. Bd. I, 1. Teil, 281 S., 12 Fig. Berlin.
— 1917. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie). Biol. Centralbl., Bd. 37, S. 217—277, 12 Fig.
— 1921. Über die Erhaltung der Arten. Biol. Centralbl., Bd. 41, S. 304—329, 10 Fig.
V. TSCHERMAK, E. 1914. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg., Bd. 2, S. 291—312.
TSCHERNOYAROW, M. 1914. Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von *Najas maior*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 32, S. 411—416, Taf. 10.
— 1915. Les nouvelles données dans l'embryologie du *Myosurus minimus* L. Mém. Soc. Nat. Kiew, vol. 24, S. 95—170.
TSCHISTIAKOFF, J. 1875. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Kurze Notizen und vorläufige Mitteilungen über die Entwicklung der Sporen und des Pollens. Bot. Ztg., Bd. 33, Sp. 1—8, 17—26, 33—40, 81—88, 97—103, Taf. 1.
TUNMANN, P. 1913. Pflanzenmikrochemie. 631 S., 137 Fig. Berlin.
TUPPER, W. W. u. BARTLETT, H. H. 1916. A comparison of the wood structure of *Oenothera stenomeres* and its tetraploid mutation *gigas*. Genetics, vol. 1, S. 177 bis 184.
— — 1918. The relation of mutational characters to cell size. Genetics, vol. 3, S. 93—106, 2 Fig.
TUTTLE, A. H. 1909. Mitosis in *Oedogonium*. Journ. of exper. Zool., vol. 9, S. 143 bis 157, 18 Fig.
TWISS, E. M. 1910. The prothallia of *Aneimia* and *Lygodium*. Bot. Gaz., vol. 49, S. 168—181, Taf. 10—11.
V. UBISCH, G. 1918. Kritische Betrachtungen zur Hypothese der primären und sekundären Koppelung. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 19, S. 193 bis 201, 3 Fig.
— 1920. Anwendung der Vererbungsgesetze auf die Kulturpflanzen. Naturwissensch., Bd. 8, S. 293—299, 2 Fig.
— 1921. III. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 25, S. 198—210, 4 Fig.
— 1922. Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis bei *Melandrium dioicum*. Biolog. Centralbl., Bd. 42, S. 112—118.

UMIKER, O. 1920. Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis*. Diss. Zürich. 54 S., 1 Taf., 24 Fig.
UNNA, P. G. 1913a. Tatsachen über die Reduktionsorte und Sauerstofforte des tierischen Gewebes. Berliner klin. Wochenschr., Bd. 50, S. 589—593.
— 1913b. Zur Chemie der Zelle. Berliner klin. Wochenschr., Bd. 50, S. 829—831, 871—875, 916—920.
— 1914. Brief an den Herausgeber (contra H. SCHNEIDER). Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. 31, S. 296—299.
— u. FEIN, H. 1921. Zur Chromolyse des pflanzlichen Kernkörperchens. Biolog. Centralbl., Bd. 41, S. 495—507.
VAHLE, C. 1909. Vergleichende Untersuchungen über die Myxobacteriaceen und Bacteriaceen, sowie die Rhodobacteriaceen und Spirillaceen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 25, S. 178—260, 2 Taf.
DELLA VALLE, P. 1907. Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contr. alla conosc. delle tetradi. Atti Accad. Sc. fis. et mat. Napoli, Ser. 2a, Nr. 13, 40 S., 1 Taf., 15 Fig.
— 1909. L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. Archiv. Zoolog., vol. 4, S. 1—177, Taf. 1.
— 1911. La continuità delle forme di divisione nucleare ed il valore morfologico dei cromosomi. Archiv. Zoolog., vol. 5, S. 119—200. Taf. 9—10, 1 Fig.
— 1912. La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. Archiv. Zoolog., vol. 6, S. 37—321, Taf. 4—5, 75 Fig., 9 Diagr.
— 1913. Die Morphologie des Zellkerns und die Physik der Kolloide. Zeitschr. f. Chemie u. Industrie der Kolloide, Bd. 12, S. 12—16.
VALLORY, J. 1911. Sur la formation du périthèce dans le *Chaetomium Kunzeanum*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 153, S. 1012—1014.
VANDENDRIES, R. 1909. Contribution à l'étude du développement des Crucifères. I. Cellule, t. 25, S. 416—459, 1 Taf., 55 Fig.
— 1912a. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. II. L'archésporium dans le genre *Cardamine*. Cellule, t. 28, S. 217—223, 1 Taf.
— 1912b. Le nombre des chromosomes dans la spermatogénèse des *Polytrichum*. Cellule, t. 28, S. 257—261, 11 Fig.
VAY, F. 1910. Studien über die Strukturverhältnisse von Bacterien mit Hilfe von farbehaltigen Nährböden. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 55, S. 193—208, 1 Taf.
VEJDOVSKY, F. 1900. Bemerkungen über den Bau und die Entwickelung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 6, S. 577—589, 1 Taf.
— 1904. Über den Kern der Bakterien und seine Teilung. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 11, S. 481—496, 1 Taf.
— 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. 103 S., 9 Taf., 5 Fig. Prag.
— 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. 184 S., 12 Taf., 16 Fig. Prag.
VELSER, J. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte von *Akebia quinata* DEC. Diss. Bonn. 26 S., 1 Taf.
VERMOESEN, C. 1911. Contribution à l'étude de l'ovule, du sac embryonnaire et de la fécondation dans les Angiospermes. *(Neottia ovata, Orchis latifolia, O. maculata, Epipactis palustris, E. latifolia.)* Cellule, t. 27, S. 113—162, 2 Taf.
VERWORN, M. 1891. Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. PFLÜGERS Archiv f. gesamt. Physiol., Bd. 51, S. 1—118, Taf. 1—6, 3 Fig.
VESQUE, J. 1879. Développement du sac embryonnaire des végétaux Phanérogames angiospermes. Ann. Sc. nat. Sér. VI Bot., t. 6, S. 237—285, Taf. 11—16.
VIEHOEVER, A. 1913. Botanische Untersuchung harnstoffspaltender Bakterien mit besonderer Berücksichtigung der speciesdiagnostisch verwertbaren Merkmale und des Vermögens der Harnstoffspaltung. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 39, S. 209—359, 2 Taf., 22 Fig.
VINCENS, F. 1916. Sur le développement et la structure du périthèce d'une Hypocréacée. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 163, S. 572—575.
VIRIEUX, J. 1913. Recherches sur l'*Achromatium oxaliferum*. Ann. sc. nat. Sér. IX Bot., t. 18, S. 265—287, 16 Fig.
VLÈS, F. u. DRAGOIN, J. 1921. Sur la pression osmotique d'arrêt de la division cellulaire. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 172, S. 1127—1130, 1 Fig.
VOGL, A. 1866. Beiträge zur Kenntnis der Milchsaftorgane der Pflanzen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 5, S. 31—71, Taf. 4.

Vonwiller, P. 1919. Über den Bau des Plasmas der niedersten Tiere. II. *Lycogala epidendron.* Archiv f. Protistenkd., Bd. 40, S. 1—15, Taf. 1, 3 Fig.
Voss, H. 1921. Die beiden Hauptfaktoren der traumatischen Parthenogenese. Biol. Centralbl., Bd. 41, S. 359—367.
Vouk, V. 1913. Eine Beobachtung über den Selbstschutz der Pflanzenzelle gegen Pilzinfektion. Glasnik hrv. Prirodoslovnog društva, Bd. 25, S. 202—205, 2 Fig.
de Vries, H. 1889. Intrazellulare Pangenesis. 212 S. Jena.
— 1899. Sur la fécondation hybride d'albumen. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 129, S. 973—975.
— 1900. Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le Mais. Rev. génér. Bot., t. 12, S. 129—137, Taf. 1.
— 1913. Gruppenweise Artbildung. 365 S., 121 Fig., 22 Taf. Berlin.
— 1915a. The coefficient of mutation in *Oenothera biennis.* Bot. Gaz., vol. 59, S. 169—196.
— 1915b. *Oenothera gigas nanella,* a Mendelian mutant. Bot. Gaz., vol. 60, S. 337—345.
— 1917. Halbmutanten und Zwillingsbastarde. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 35, S. 128—135.
— 1918a. Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. Flora, Bd. 111/112. (Festschrift für Stahl). S. 208—226.
— 1918b. Mutations of *Oenothera suaveolens* Desf. Genetics, vol. 3, S. 1—26, 4 Fig.
— 1919. *Oenothera Lamarckiana erythrina,* eine neue Halbmutante. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 21, S. 91—118.
Vuillemin, P. 1887. Etudes biologiques sur les Champignons. Bull. Soc. d. sc. Nancy, S. 1—126, Taf. 1—6.
— 1888. Les tubercules radicaux des Légumineuses. Annal. Sc. agron. franç. et étrangère, ann. 5, t. 1, S. 121—208, 2 Taf.
— 1889. Antibiose et symbiose. Assoc. franç. p. l'avancem. des sciences. Congrès de Paris. Sep. 19 S., Taf. 16—17.
— 1894. Association parasitaire de l'*Aecidium punctatum* et du *Plasmopara pygmaea* chez l' *Anemone ranunculoides.* Bull. Soc. bot. France, t. 41, S. 442—446.
— 1900. Développement des azygospores chez les Entomophthorées. C. R. Assoc. franç. p. l'avancem. d. sciences. Congrès de Paris. S. 670—685, Taf. 6.
— 1907. Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progr. rei bot., Bd. 2, S. 1—170.
— u. Legrain, E. 1894. Symbiose de l'*Heterodera radicicola* avec les plantes cultivées au Sahara. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 118, S. 549—551.
Wager, H. 1889. Observations on the structure of the nuclei in *Peronospora parasitica,* and on their behaviour during the formation of the oospore. Ann. of Bot., vol. 4, S. 127—146, Taf. 6.
— 1891. On a nuclear structure in the bacteria. Ann. of Bot., vol. 5, S. 513 bis 514.
— 1892. On the nuclei of the *Hymenomycetes.* Ann. of Bot., vol. 6, S. 146—148.
— 1893. On nuclear division in the *Hymenomycetes.* Ann. of Bot., vol. 7, S. 489 bis 514, Taf. 24—26.
— 1894. On the presence of the centrospheres in fungi. Ann. of Bot., vol. 8, S. 321—334, Taf. 17.
— 1895. Preliminary note upon the structure of bacterial cells. Ann. of Bot., vol. 9, S. 659—661.
— 1896. On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lév. Ann. of Bot., vol. 10, S. 295—342, Taf. 15—16.
— 1898. The nucleus of the Yeast-plant. Ann. of Bot., vol. 12, S. 499—543, Taf. 29—30.
— 1899. The sexuality of the fungi. Ann. of Bot., vol. 13, S. 575—597.
— 1900. On the fertilization of *Peronospora parasitica.* Ann. of Bot., vol. 14, S. 263—279, Taf. 16.
— 1904a. The cell structure of the *Cyanophyceae.* Prel. pap. Proc. Roy. Soc., Ser. B., vol. 72, S. 401—408, 3 Fig.
— 1904b. The nucleolus and the nuclear division in the root-apex of *Phaseolus.* Ann. of Bot., vol. 18, S. 29—55, Taf. 5.
— 1905. On some problems of cell structure and physiology. Nature, vol. 72, S. 519—527.

WAGER, H. 1911. Chromosome reduction in the *Hymenomycetes*. Rep. Brit. Assoc. advanc. of sciences. Sheffield, S. 775—776.
— 1913. The life-history and cytology of *Polyphagus Euglenae*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 173—202, Taf. 16—19.
— u. PENISTON, A. 1910. Cytological observations on the yeast plant. Ann. of Bot., vol. 24, S. 45—83, Taf. 6—10, 1 Fig.
WAGNER, A. 1898. Coli- und Typhusbakterien sind einkernige Zellen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 23, S. 433—438, 489—492, 2 Taf., 6 Fig.
WAHRLICH, W. 1891. Bakteriologische Studien. Scripta botan. St. Petersburg, t. 3, S. 141—202, 3 Taf. (Russisch m. deutschem Résumé).
WALDEYER, W. 1888. Über Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 32, S. 1—122, 14 Fig.
WALKER, E. C. u. TOZER, F. M. 1909. Observations on the history and possible function of the nucleoli in the vegetative cells of various animals and plants. Quart. Journ. exper. Physiol. London, vol. 2, S. 187—200, 1 Taf.
WALKER, N. 1913. On abnormal cell-fusion in the archegonium, and on spermatogenesis in *Polytrichum*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 115—132, Taf. 13—14.
WALTER, H. 1921. Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen. Flora, Bd. 114, S. 187 bis 231, 6 Fig.
WARD, H. W. 1880a. On the embryo-sac and development of *Gymnadenia conopea*. Quart. Journ. Micr. Sc. N. Ser., vol. 20, S. 1—18, Taf. 1—3, 4 Fig.
— 1880b. A contribution to our knowledge of the embryo-sac in Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot. London, vol. 17, S. 519—546, Taf. 17—25.
WARMING E. u. JOHANNSEN, W. 1909. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Übersetzt und herausgegeben von E. P. MEINECKE. 668 S., 610 Fig., Berlin.
v. WASIELEWSKI, TH. u. HIRSCHFELD, L. 1910. Untersuchungen über Kulturamöben. Abh. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math.-natw. Kl., 1 Abh., 31 S., 4 Taf.
v. WASIELEWSKI, W. 1899. Über Fixierungsflüssigkeiten in der botanischen Mikrotechnik. (Diss. Bonn). Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. 16, S. 303—351, 1 Taf.
— 1902. Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 38, S. 377—420, Taf. 7.
— 1904. Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. II. Abschnitt. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 39, S. 581—606, 10 Fig.
WATERTON, J. 1909. Morphological changes induced in roots of *Bromeliaceae* by attack of *Heterodera* sp. Transact. bot. Soc. Edinburgh, vol. 24, pt. 1, S. 26—34, Taf. 4—5.
WATSON, C. H. 1904. The structure and relation of the plastid. Contrib. Bot. Labor. Univers. of Pennsylvania, vol. 2, Nr. 3, S. 336—344, Taf. 26—27.
WAWILOFF, N. 1913. Über den Weizenbastard *Triticum vulgare* VILL. ♀ × *Triticum monococcum* L. ♂. Bull. angew. Bot., Bd. 6, S. 1—19, 1 Taf., 1 Fig. (Russisch m. deutschem Résumé).
— 1915. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplied in cereals. Journ. of Genetics, vol. 4, S. 49—65.
WEATHERWAX, P. 1918. The evolution of maize. Bull. Torrey bot. Club, vol. 45, S. 309—342, 36 Fig.
— 1919a. The morphological basis of some experimental work with maize. Amer. Natur., vol. 53, S. 269—272.
— 1919b. Gametogenesis and fecundation in *Zea Mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm. Bull. Torrey bot. Club, vol. 46, S. 73—90, Taf. 6 bis 7, 2 Fig.
— 1919c. The ancestry of maize — a reply to criticism. Bull. Torrey bot. Club, vol. 46, S. 275—278.
WEBBER, H. J. 1897a. Peculiar structures occurring in the pollen tube of *Zamia*. Bot. Gaz., vol. 23, S. 453—459, Taf. 40.
— 1897b. The development of the antherozoids of *Zamia*. Bot. Gaz., vol. 24, S. 16—22, 5 Fig.
— 1897c. Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Gingko*. Bot. Gaz., vol. 24, S. 225—235, Taf. 10.
— 1900. Xenia, or the immediate effect of pollen in maize. Bull. Nr. 22, U. S. Dept. Agricult. Div. Veg. Phys. and Pathol., 40 S., 4 Taf.
— 1901. Spermatogenesis and fecundation of *Zamia*. Bull. Nr. 2, U. S. Dept. of Agricult.. Bureau of plant industry. 100 S., 7 Taf.

WEBER, F. 1921. Zentrifugierungsversuche mit ätherisierten Spirogyren. Biochem. Zeitschr., Bd. 126, S. 21—32.
— 1922. Die Viskosität des Protoplasmas. Naturwissensch. Wochenschr. N. F., Bd. 21, S. 113—125.
WEBER VAN BOSSE, A. 1890. Etudes sur les Algues de l'Archipel malaisien. II. *Phytophysa Treubii*. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 8, S. 165—188, Taf. 24 bis 26.
WEFELSCHEID, G. 1911. Über die Entwickelung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn. 50 S., 1 Taf.
WEIGERT, C. 1887. Neuere Vererbungstheorien. SCHMIDTs Jahrb. d. gesamt. Medizin, Nr. 215, S. 89—104.
WEINZIEHER, S. 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora, Bd. 106, S. 393—432, Taf. 6—7, 10 Fig.
WEIR, R. 1912. Short review of the general characteristics and cytological phenomena of the *Uredineae*, with notes on a variation in the promycelium of *Coleosporium Pulsatillae* (STR.). New Phytol., vol. 11, S. 129—139.
WEISMANN, A. 1885. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. 122 S. Jena.
— 1887. Über die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. 75 S., 3 Fig. Jena.
— 1892. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 628 S., 24 Fig. Jena.
— 1913. Vorträge über Descendenztheorie. 3. Aufl., Bd. I, 342 S., 3 Taf., 93 Fig. Bd. II, 354 S., 44 Fig. Jena.
WEISS, A. 1866. Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffs in Pflanzenzellen. II. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math-natw. Kl., Abt. I, Bd. 54, S. 157—217, 4 Taf.
WEISS, E. 1892. The caoutchouc-containing cells of *Eucommia ulmoides*, OLIVER. Transact. Linn. Soc. London, II. ser., vol. 3, S. 243—254, Taf. 57—58.
WEISS, G. A. 1878. Anatomie der Pflanzen. 532 S., 2 Taf., 267 Fig. Wien.
WELLS, B. W. 1920. Early stages in the development of certain *Pachypsylla* galls on *Celtis*. Amer. Journ. of Bot., vol. 7, S. 275—285, Taf. 18.
WELSFORD, E. J. 1907. Fertilization in *Ascobolus furfuraceus* PERS. New Phytol., vol. 6, S. 156—160, Taf. 4.
— 1914. The genesis of the male nuclei in *Lilium*. Ann. of Bot., vol. 28, S. 265 bis 270, Taf. 16—17.
— 1915. Nuclear migrations in *Phragmidium violaceum*. Ann. of Bot., vol. 29, S. 293—298, Taf. 16.
— 1916. Conjugate nuclei in the *Ascomycetes*. Ann. of Bot., vol. 30, S. 415—417, 4 Fig.
— 1921. Division of the nuclei in *Synchytrium endobioticum* PERC. Ann. of Bot., vol. 35, S. 298—299, 1 Fig.
WENDEL, E. 1917. Zur physiologischen Anatomie der Wurzelknöllchen einiger Leguminosen. Beitr. z. allgem. Botanik, Bd. 1, S. 151—189, Taf. 4, 7 Fig.
WENIGER, W. 1917. Development of embryo sac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens*. Bot. Gaz., vol. 63, S. 266—281, Taf. 14—16.
— 1918. Fertilization in *Lilium*. Bot. Gaz., vol. 66, S. 259—268, Taf. 11—13.
WENRICH, D. H. 1916. The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Univ. Comp. Zool. Harvard Coll., vol. 60, S. 55—136, 10 Taf.
WENT, F. A. F. C. 1887. Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 5, S. 247—258, Taf. 11.
— 1908. The development of the ovule, embryosac and egg in *Podostemaceae*. Rec. trav. Néerland., vol. 5, S. 1—16, Taf. 1.
— 1910. Untersuchungen über Podostemaceen. I. Verh. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam II Sect., Deel 16, Nr. 1, 88 S., 15 Taf.
— 1912. Untersuchungen über Podostemaceen II. ibid. Deel 17, Nr. 2, 19 S., 2 Taf.
— u. BLAAUW, A. H. 1905. A case of apogamy with *Dasylirion acrotrichum* ZUCC. Rec. Trav. Néerland., vol. 2, S. 228—234, Taf. 5.
WERNER, E. 1915. Zur Oekologie atypischer Samenanlagen. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 32, I. Abt., S. 1—14, 19 Fig.
WERTH, E. u. LUDWIGS, K. 1912. Zur Sporenbildung bei Rost- und Brandpilzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 30, S. 522—528, Taf. 15.

WEST, C. 1915. On the structure and development of the secretory tissues of the *Marattiaceae*. Ann. of Bot., vol. 29, S. 409—422, Taf. 18, 14 Fig.

— u. LECHMERE, A. E. 1915. On chromatin extrusion in pollen mother-cells of *Lilium candidum* LINN. Ann. of Bot., vol. 29, S. 285—291, Taf. 15.

WEST, G. S. u. GRIFFITHS, B. M. 1909. *Hillhousia mirabilis*, a giant sulphur bacteria. Proc. Royal Soc. London, Ser. B., vol. 81, S. 398—405, Taf. 9.

— — 1913. The lime-sulphur bacteria of the genus *Hillhousia*. Ann. of Bot., vol. 27, S. 83—91. Taf. 10.

WESTERMAIER, M. 1890. Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nov. Act. Leop. Carol. D. Akad. d. Naturf., Bd. 57, S. 1—39, Taf. 1—3.

v. WETTSTEIN, F. 1920. Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 38, S. 260 bis 266, 2 Fig.

— 1921. Demonstration von Kreuzungsprodukten bei *Funaria hygrometrica*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 39, S. 274.

v. WETTSTEIN, R. 1911. Handbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl., 914 S., 600 Fig., 1 Taf. Leipzig u. Wien.

WHITE, O. E. 1913. The bearing of teratological development in *Nicotiana* on theories of heredity. Amer. Nat., vol. 47, S. 206—228, 2 Fig.

— 1917a. Studies of inheritance in *Pisum*. II. The present state of knowledge of heredity and variation in peas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 56, S. 487—588.

— 1917b. Inheritance studies on *Pisum*. Journ. of Agricult. Research, vol. 11, S. 167—190.

WICHURA, M. 1865. Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden. 95 S., 2 Taf. Breslau.

WIEGAND, K. M. 1899. The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. Bot. Gaz., vol. 28, S. 328—359, Taf. 24—25.

— 1900. The development of the embryo-sac in some Monocotyledonous plants. Bot. Gaz., vol. 30, S. 25—47, Taf. 6—7.

DE WILDEMAN, E. 1891a. Sur les sphères attractives dans quelques cellules végétales. Bull. Acad. roy. Belgique Sér. 3, t. 21, S. 594—603, 1 Taf.

— 1891b. Premières recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse du règne végétal. Journ. soc. roy. scienc. médic. et natur. Bruxelles, 27 S., 3 Taf.

— 1891c. Sur les sphères attractives dans les cellules végétales. Bull. Soc. bot. Belgique, t. 30, pt. II, S. 167—169.

— 1893. Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires. Mém. cour. et Mém. d. sav. étrang. de l'Acad. roy. de sciences, d. lettres et d. beaux arts de Belgique, t. 53, 84 S., 5 Taf., 28 Fig.

WILHELM, K. 1880. Beiträge zur Kenntnis des Siebröhrenapparats dikotyler Pflanzen. 90 S., 9 Taf. Leipzig.

WILHELMI, A. 1898. Beiträge zur Kenntnis des *Saccharomyces guttulatus* (BUSCALIONI). Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 4, S. 305—309, 353—361, 412—417, 8 Fig.

WILLE, N. 1883. Über die Zellkerne und die Poren der Wände bei den Phycochromaceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 1, S. 242—246, 4 Fig.

— 1886. Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Kristiania Vid. Selsk. Forh., Nr. 5, 71 S., 3 Taf.

— 1887. Algologische Mitteilungen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 18, S. 425—518, Taf. 16—19.

— 1894. Über die Befruchtung bei *Nemalion multifidum*. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12, S. (57)—(60), 6 Fig.

— 1900. Die Zellkerne bei *Acrosiphonia*. V. M. Bot. Centralbl., Bd. 81, S. 238 bis 239.

WILLIAMS, C. L. 1899. The origin of the karyokinetic spindle in *Passiflora coerulea* LINN. Proc. Californ. Acad. Sc., Ser. 3, vol. 1, S. 189—206, Taf. 37—40.

WILLIAMS, J. L. 1904. Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Bot., vol. 18, S. 141—160, 183—204, Taf. 9—10, 12—14.

— 1921. The gametophytes and fertilization in *Laminaria* and *Chorda* (Prel. account). Ann. of Bot., vol. 35, S. 603—607.

WILSON, E. 1900. The cell in development and inheritance. 2. Edition, 483 S., 194 Fig. New-York.

WILSON, E. 1912a. Studies on chromosomes. VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain *Hemiptera* and other forms, with considerations on synapsis and reduction. Journ. exper. Zool., vol. 13, S. 345—453, 9 Taf.
— 1912b. Some aspects of cytology in relation to the study of genetics. Amer. Natur., vol. 46, S. 57—67.
— 1913. Heredity and microscopical research. Science N. Ser., vol. 37, S. 814—826, 3 Fig.
— 1914. The bearing of cytological research on heredity. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 88, S. 333—352, 6 Fig.
— u. MORGAN, T. H. 1920. Chiasmatypie and crossing-over. Amer. Natur., vol. 54, S. 193—219, 8 Fig.
WILSON, M. 1908. Preliminary note on nuclear division in *Mnium hornum*. Ann. of Bot., vol. 22, S. 328.
— 1909. On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum*. Ann. of Bot., vol. 23, S. 141—157, Taf. 10—11.
— 1910. Preliminary note on the spermatogenesis of *Mnium hornum*. Ann. of Bot., vol. 24, S. 235.
— 1911. Spermatogenesis in the *Bryophyta*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 415—457, Taf. 37—38, 3 Fig.
— 1915. Sex determination in *Mnium hornum*. Ann. of Bot., vol. 29, S. 433—440, Taf. 20.
— 1916. The life history and cytology of *Tuburcinia primulicola* ROSTRUP. Rep. 85 meet. Brit. Ass. Advanc Sci. Manchester 1915, S. 730—731.
WILSON, O. T. 1920. Crown-gall of Alfalfa. Bot. Gaz., vol. 70, S. 51—68, Taf. 7—10.
WIMMEL, T. 1850. Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens. Bot. Ztg., Bd. 8, Sp. 225 bis 235, 241—248, 265—270, 289—294, 313—321, Taf. 5.
WINDEL, E. 1916. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes in wachsenden Haaren. Beiträge. z. allgem. Bot., Bd. 1, S. 45—79, Taf. 1, 11 Fig.
WINGE, O. 1911. Encore le *Sphaerotheca Castagnei* LÉV. Bull. soc. mycol. France, t. 27, S. 211—219, Taf. 7—8.
— 1913a. Cytological studies in the *Plasmodiophoraceae*. Arkiv f. Bot., Bd. 12, Nr. 9, 39 S., 3 Taf.
— 1913b. Oogenesis hos *Senecio*. Bot. Tidskr., Bd. 33, S. 245—248, 10 Fig.
— 1914. The pollination and fertilization processus in *Humulus Lupulus* L. and *H. japonicus* SIEB. et ZUCC. C. R. Trav. Labor. Carlsberg, vol. 11, S. 1—46, 2 Taf., 22 Fig.
— 1917. Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. Diss. København. 143 S., 1 Taf., 46 Fig. Auch in Übersetzung: The chromosomes. Their numbers and general importance. C. R. Trav. Labor. Carlsberg, vol. 13, S. 131—275, 1 Taf., 46 Fig.
— 1919a. On the Nonmendelian inheritance in variegated plants. C. R. Trav. Labor. Carlsberg, vol. 14, Nr. 3, 21 S., 4 Fig.
— 1919b. On the relation between number of chromosomes and number of types, in *Lathyrus* especially. Journ. of Genetics, vol. 8, S. 133—138, Taf. 5.
v. WINIWARTER, H. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biolog., t. 17, S. 33—199.
— u. SAINMONT. 1909. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat.). Arch. de Biolog., t. 24, S. 1—142, 165—276, 373—432, 627—652, 11 Taf.
WINKLER, HA. 1900. Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 18, S. 297—305, 1 Fig.
— 1901. Über Merogonie und Befruchtung. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 36, S. 753—775, 3 Fig.
— 1903. Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21, S. 96—107, 2 Fig.
— 1906. Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 20, S. 208—276, Taf. 20—23.
— 1908a. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei botan., Bd. 2, S. 293—454, 14 Fig.
— 1908b. *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26a, S. 595—608, 2 Fig.
— 1910a. Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, S. 1—38.

WINKLER, HA. 1910b. Über das Wesen der Pfropfbastarde. V. M. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 28, S. 116—118.
— 1911. Referat über G. TISCHLER: „Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens". Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 175—178.
— 1913. Entwickelungsmechanik oder Entwickelungsphysiologie der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 3, S. 634—667.
— 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 417—531, Taf. 4—6, 17 Fig.
— 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. 231 S. Jena.
— 1921. Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. Ref. über Vortrag Berlin. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 253—255.
WINKLER, W. 1902. Eine Alkoholhefe aus *Mucor*. Centralbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 8, S. 721—728, 753, 2 Taf.
WINTER, A. W. 1835. Über die Vermehrung der Pflanzen-Zellen durch Teilung. Diss. Tübingen. 20 S., 1 Taf. (gez. von MOHL). Vorrede von MOHL.
WIRZ, H. 1910. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila* spec. und von *Epirrhizanthes elongata* BL. Flora, Bd. 101, S. 395—446, Taf. 4, 22 Fig.
VAN WISSELINGH, C. 1898. Über den Nucleolus von *Spirogyra*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Ztg., Bd. 56, I. Abt., S. 195—226, Taf. 10.
— 1899. Über das Kerngerüst. Bot. Ztg., Bd. 57, I. Abt., S. 155—176, Taf. 5.
— 1900a. Über Kernteilung bei *Spirogyra*. Flora, Bd. 87, S. 355—377, Taf. 15.
— 1900b. Über mehrkernige *Spirogyra*zellen. Flora, Bd. 87, S. 378—386, 13 Fig.
— 1902. Untersuchungen über *Spirogyra*. IV. Beitr. Bot. Ztg., Bd. 60, I. Abt., S. 115—137, Taf. 5.
— 1903. Über abnorme Kernteilung. V. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Ztg., Bd. 61, I. Abt., S. 215—248, Taf. 5—7.
— 1904a. Antwort auf die kritischen Bemerkungen von A. NATHANSON. Bot. Ztg., Bd. 26, II. Abt., Sp. 20—21.
— 1904b. Over wandvorming by kernlooze cellen. Bot. Jaarb. Dodonaea, Bd. 13, 14 S., 1 Taf.
— 1907. Über die Karyokinese bei *Oedogonium*. Sechster Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 23, I. Abt., S. 137—156, Taf. 12.
— 1908. Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium*. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 23, I. Abt., S. 157—190, Taf. 13—16.
— 1909. Zur Phsyiologie der *Spirogyra*zelle. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 24, I. Abt., S. 133—210, Taf. 4—6, 7 Fig.
— 1910. On the structure of the nucleus and karyokinesis in *Closterium Ehrenbergii* MEN. Proceed. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, S. 365—375.
— 1912a. Über die Kernstruktur und Kernteilung bei *Closterium*. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 29, I. Abt., S. 409—432, Taf. 10.
— 1912b. Über die Zellwand von *Closterium*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, S. 337—389, 35 Fig.
— 1913a. Die Kernteilung bei *Eunotia major* RABENH. Flora, Bd. 105, S. 265 bis 273, Taf. 10.
— 1913b. On the nucleolus and karyokinesis in *Zygnema*. Proc. k. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, vol. 16, S. 11—19. Auch: Rec. trav. bot. Néerland, vol. 11, S. 1—13, Taf. 1.
— 1915. Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 32, I. Abt., S. 155—217, Taf. 4—5.
— 1920. Über Variabilität und Erblichkeit. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 22, S. 65—126, 10 Fig.
— 1921. Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 38, I. Abt., S. 273—354, 103 Fig.
WITSCHI, E. 1921. Chromosomen und Geschlecht bei *Rana temporaria*. Ref. über Vortrag Berlin. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 27, S. 253—255.
WOLF, F. A. 1912. Spore formation in *Podospora anserina* (RABH.) WINTER. Annal. mycol., Bd. 10, S. 60—64, 11 Fig.
WOLFE, J. J. 1904. Cytological studies on *Nemalion*. Ann. of Bot., vol. 18, S. 607 bis 630, Taf. 40—41, 1 Fig.
— 1918. Alternation and parthenogenesis in *Padina*. Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., vol. 34, S. 78—109, Taf. 1.

WOLFF, M. 1907. *Pedioplana Haeckelii* n. g. n. sp. und *Planosarcina Schaudinii* n. sp., zwei neue bewegliche Coccaceen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 18, S. 9—26, 2 Taf., 4 Fig.

WOLLENWEBER, W. 1908. Untersuchungen über die Algengattung *Haematococcus*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26, S. 238—298, Taf. 12—16, 12 Fig.

WOLPERT, J. 1909. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Alnus alnobetula* und *Betula*. Flora, Bd. 100, S. 37—67, Taf. 1, 32 Fig.

WOLSKI, P. 1920. Über optisch leere Flüssigkeiten. Kolloidchem. Beih., Bd. 13, S. 137—164.

WOODBURN, W. L. 1907. A remarcable case of polyspermy in ferns. Bot. Gaz., vol. 44, S. 227, 1 Fig.

— 1911 a. Spermatogenesis in certain *Hepaticae*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 299—313, Taf. 25.

— 1911 b. Development of the embryo sac and endosperm in some seedlees persimmons. Bull. Torrey bot. Club, vol. 38, S. 379—384, Taf. 16.

— 1913. Spermatogenesis in *Blasia pusilla* L. Ann. of Bot., vol. 27, S. 93—101, Taf. 11.

— 1915. Spermatogenesis in *Mnium affine var. ciliaris* (GREV.) C. M. Ann. of Bot., vol. 29, S. 441—456, Taf. 21.

— 1919. Preliminary notes on the embryology of *Reboulia hemisphaerica*. Bull. Torrey bot. Club, vol. 46, 461—464, Taf. 19.

WOODCOCK, E. F. 1914. Observations on the development and germination of the seed in certain *Polygonaceae*. Amer. Journ. of Bot., vol. 1, S. 454—476, Taf. 45 bis 48.

WOODRUFF, L. L. u. ERDMANN, RH. 1914. A normal periodic reorganization process without cell fusion in *Paramaecium*. Journ. exper. Zoolog., vol. 17, S. 425—504, Taf. 1—4, 22 Fig.

WOOLERY, R. 1915. Meiotic divisions in the microspore mother-cells of *Smilacina racemosa* (L.) DESF. Ann. of Bot., vol. 29, S. 471—482, Taf. 22, 1 Fig.

WÓYCICKI, Z. 1899. Die Befruchtung bei den Coniferen. 57 S., 2 Taf. (Russisch) Warschau. (Ref. Bot. Ztg., Bd. 58, II. Abt., S. 39).

— 1904. Einige neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Basidiobolus ranarum* EIDAM. Flora, Bd. 93, S. 87—97, Taf. 4, 1 Fig.

— 1906. Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen und deren Produkte bei *Larix dahurica*. Bull. de l'Acad. d. sc. Cracovie. Cl. sc. math. et nat., S. 506—553, Taf. 16—18.

— 1907 a. Die Kerne in den Zellen der Suspensorfortsätze bei *Tropaeolum majus* L. Bull. de l'Acad. d. sc. Cracovie. Cl. sc. math. et nat., S. 550—557, Taf. 19.

— 1907 b. Über den Bau des Embryosackes bei *Tropaeolum maius* L. Bull. de l'Acad. d. sc. Cracovie. Cl. sc. math. et nat., S. 557—570, Taf. 20.

— 1909. Beobachtungen über die Wachstumserscheinungen, die Regeneration und die Vermehrung bei gewissen Fadenwasseralgen unter den Bedingungen der Laboratoriumskultur und unter dem Einflusse des Leuchtgases. (Russisch mit deutschem Résumé.) 118 S., 6 Taf.

— 1910. Zur Cytologie der hyperhydrischen Gewebe bei *Solanum tuberosum* L. (V. M.) Sitz.-Ber. Warschauer Ges. d. Wissensch., S. 219—230, 4 Fig. (Polnisch und deutsch.).

— 1911. Die Endphasen der Pollenentwickelung bei *Yucca recurva* SALISB. Sitz.-Ber. Warschauer Ges. d. Wissensch., S. 17—23. (Polnisch und deutsch.)

WRIGHT, J. S. 1893. Cellunion in herbaceous grafting. Bot. Gaz., vol. 18, S. 285 bis 293, Taf 30—31.

WURDINGER, M. 1910. Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *Euphrasia Rostkoviana*. Denkschr. math. natw. Kl. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 85, 19 S., 3 Taf.

WYLIE, R. B. 1904. The morphology of *Elodea canadensis*. Bot. Gaz., vol. 37, S. 1—22, Taf. 1—4.

YABE, Y. u. YASUI, K. 1913. On the life history of *Ceratopteris thalictroides* BRONGN. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 27, S. (233)—(245). Taf. 3. (Japanisch).

YAMAHA, G. 1920. Einige Beobachtungen über die Zellteilung in den Archesporen und Sporenmutterzellen von *Psilotum triquetrum* SW. mit besonderer Rücksicht auf die Zellplattenbildung. (V. M.) Bot. Magaz., Tokyo, vol. 34, S. 117—129, 20 Fig.

YAMANOUCHI, SH. 1901. Einige Beobachtungen über die Centrosomen in den Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum*. V. M. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 10, S. 301—304, 1 Taf.
— 1906. The life history of *Polysiphonia violacea*. Bot. Gaz., vol. 42, S. 401—449, Taf. 19—28, 3 Fig.
— 1907. Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gaz., Bd. 44, S. 142—146.
— 1908a. Sporogenesis in *Nephrodium*. Bot. Gaz., vol. 45, S. 1—30, Taf. 1—4.
— 1908b. Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium*. Bot. Gaz., vol. 45, S. 145—175, Taf. 6—8.
— 1908c. Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gaz., vol. 45, S. 289—318, Taf. 9—10, 3 Fig.
— 1909a. Mitosis in *Fucus*. Bot. Gaz., vol. 47, S. 173—197, Taf. 8—9.
— 1909b. Cytology of *Cutleria* and *Aglaozonia*. A preliminary paper. Bot. Gaz., vol. 48, S. 380—386.
— 1910. Chromosomes in *Osmunda*. Bot. Gaz, vol. 49, S. 1—12, Taf. 1.
— 1912. The life history of *Cutleria*. Bot. Gaz., vol. 54, S. 441—502, Taf. 26—35, 15 Fig.
— 1913a. *Hydrodictyon africanum*, a new species. Bot. Gaz., vol. 55, S. 74—79, 6 Fig.
— 1913b. The life history of *Zanardinia*. Bot. Gaz., vol. 56, S. 1—35, Taf. 1 bis 4, 24 Fig.
— 1913c. The life history of *Corallina officinalis* L. *var. mediterranea*. Bot. Magaz. Tokyo, vol. 27, S. (279)—(285), 2 Fig. (Japanisch).
— 1921. Life history of *Corallina var. mediterranea*. Bot. Gaz., vol. 72, S. 90—96 (Übersetzung von 1913c).
YAMPOLSKY, C. 1919. Inheritance of sex in *Mercurialis annua*. Amer. Journ. of Bot., vol. 6, S. 410—442, Taf. 37—40.
— 1920a. The occurrence and inheritance of sex intergradation in plants. Amer. Journ. of Bot., vol. 7, S. 21—38.
— 1920b. Sex intergradation in the flowers of *Mercurialis annua*. Amer. Journ. of Bot., vol. 7, S. 95—100, Taf. 5.
YASUI, K. 1911. On the life history of *Salvinia natans*. Ann. of Bot., vol. 25, S. 469—483, Taf. 41—43, 1 Fig.
— 1915. Studies of *Diospyros Kaki*. I. Bot. Gaz., vol. 60, S. 362—373, Taf. 12—13, 11 Fig.
— 1921. On the behavior of chromosomes in the meiotic phase of some artificially raised *Papaver* hybrids. Bot. Mag., Tokyo, vol. 35, S. 154—168, Taf. 3, 1 Fig.
YORK, H. H. 1913. The origin and development of the embryo sac and embryo of *Dendrophthora opuntioides* and *D. gracile*. I. Bot. Gaz., vol. 56, S. 89—111, Taf. 5—6, 6 Fig. II. ibid., S. 200—216, Taf. 7.
YOUNG, M. S. 1907. The male gametophyte of *Dacrydium*. Bot. Gaz., vol. 44, S. 189—196, Taf. 19.
— 1910. The morphology of the *Podocarpineae*. Bot. Gaz., vol. 50, S. 81—100, Taf. 4—6.
YOUNG, W. J. 1906. The embryology of *Melilotus alba*. Proc. Ind. Acad. Soc., S. 133—141, 50 Fig.
YOUNGKEN, H. W. 1920. The comparative morphology, taxonomy and distribution of the *Myricaceae* of the eastern United States. Contrib. Botan. Labor. Univers. Pennsylvan., vol. 4, S. 339—400, Taf. 81—90.
ZACH, F. 1909a. Über den in den Wurzelknöllchen von *Elaeagnus angustifolia* und *Alnus glutinosa* lebenden Fadenpilz. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 117, S. 973—984, 1 Taf.
— 1909b. Untersuchungen über die Kurzwurzeln von *Sempervivum* und die daselbst auftretende endotrophe Mykorrhiza. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 118, S. 185—200, 3 Taf., 4 Fig.
— 1910a. Studie über Phagocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. 60, S. 49—55, Taf. 2.
— 1910b. Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und die Mykoplasmatheorie J. ERIKSSONS. Sitz.-Ber. K. Akad. Wien. Math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 119, S. 307—330, 2 Taf.
ZACHARIAS, E. 1881a. Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Bot. Ztg., Bd. 39, Sp. 169—176.
— 1881b. Über die Spermatozoiden. Bot. Ztg., Bd. 39, Sp. 827—838, 846—852.

ZACHARIAS, E. 1882. Über den Zellkern. Bot. Ztg., Bd. 40, Sp. 611—616, 627—649, 651—663.
— 1883. Über Eiweiß, Nuclein und Plastin. Bot. Ztg., Bd. 41, Sp. 209—215.
— 1885. Über den Nucleolus. Bot. Ztg., Bd. 43, Sp. 257—265, 273—283, 289—296.
— 1887a. Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Bot. Ztg., Bd. 45, Sp. 281—288, 297—304, 313—319, 329—337, 345—356, 361—372, 377 bis 388, Taf. 4.
— 1887b. Kritisches Referat über F. SCHWARZ: Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Bot. Ztg., Bd. 45, Sp. 576—583.
— 1888a. Über Kern- und Zellteilung. Bot. Ztg., Bd. 46, Sp. 33—40, 51—62, Taf. 2.
— 1888b. Erwiderung. Bot. Ztg., Bd. 46, Sp. 69—75, 90—92.
— 1888c. Über STRASBURGERs Schrift „Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich". Bot. Ztg, Bd. 46, Sp. 437—450, 453—460, 4 Fig.
— 1890. Über die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Ztg., Bd. 48, Sp. 1—10, 17—26, 33—43, 49—60, 65—70, Taf. 1.
— 1891. Über VALERIAN DEINEGAS Schrift: „Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen". Bot. Ztg., Bd. 49, Sp. 664—668.
— 1892. Über die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Ztg., Bd. 50, Sp. 617—624.
— 1893a. Über Chromatophilie. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, S. 188—195.
— 1893b. Über die chemische Beschaffenheit von Cytoplasma und Zellkern. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, S. 293—307.
— 1894. Über Beziehungen des Zellenwachstums zur Beschaffenheit des Zellkerns. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12, S. 103—108.
— 1895. Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora, Bd. 81, S. 217—266, Taf. 5—7.
— 1896. Über einige mikrochemische Untersuchungsmethoden. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14, S. 270—280, 1 Fig.
— 1898. Über Nachweis und Vorkommen von Nuklein. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 16, S. 185—198, 3 Fig.
— 1900. Über die Cyanophyceen. Abhandl. a. d. Gebiet d. Naturwissensch. Hamburg, Bd. 16, 50 S., 1 Taf.
— 1901a. Über Sexualzellen und Befruchtung. Verh. naturw. Verein Hamburg. Sep., 4 S.
— 1901b. Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19, S. 377—396, 5 Fig.
— 1902. Über die „achromatischen" Bestandteile des Zellkerns. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 20, S. 298—320, Taf. 16.
— 1903. Über die Cyanophyceen. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalt, Bd. 21, 3. Beiheft, S. 47—89, 1 Taf.
— 1907. Über die neuere Cyanophyceen-Literatur. Bot. Ztg., Bd. 65, II. Abt., Sp. 265—287.
— 1909. Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei botan., Bd. 3, S. 67—258.
ZADE, A. 1914. Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg., Bd. 2, S. 101—151, 4 Fig.
ZALESKI, W. 1911. Über die Rolle der Nucleoproteide in den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29, S. 146—155.
ZALEWSKI, A. 1882. Über die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen einiger Liliaceen. Bot. Ztg., Bd. 40, Sp. 467—480.
— 1885. Über Sporenbildung in Hefezellen. Verh. Krakauer Akad. d. Wiss., math. natw. Sektion, Bd. 13, 21 S., 1 Taf. (Polnisch. Ref. in Bot. Centralbl., Bd. 25, S. 1—2.)
ZANDER, R. 1896. Die Milchsafthaare der Cichoriaceen. Bibl. bot., Bd. 7, Heft 37, 44 S., 2 Taf.
ZETTNOW, E. 1891. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 10. S. 689 bis 694, 1 Taf.
— 1897. Über den Bau der großen Spirillen. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 24, S. 72 bis 92, Taf. 1—2.
— 1899. ROMANOWSKIs Färbung bei Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene u. Infekt.-Krankh., Bd. 30, S. 1—18, Taf. 1.
— 1908. Über SWELLENGREBELS Chromatinbänder in *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 46, S. 193—195.

ZIEGLER, H. E. 1891. Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl., Bd. 11, S. 372—389.
— 1895. Untersuchungen über die Zellteilung. Verhandl. d. D. Zoolog. Ges., S. 62—83, 13 Fig.
— 1898. Experimentelle Studien über die Zellteilung. Erste Mitteilung I—III. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 6, S. 249—293, Taf. 13—14, 3 Fig. Bd. 7, S. 34 bis 64, Taf. 4—5, 12 Fig.
— 1903. Experimentelle Studien über die Zellteilung. Fortsetzung. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 16, S. 155—175, 30 Fig.
— 1905. Die Vererbungslehre in der Biologie. 76 S., 2 Taf., 9 Fig. Jena.
— 1918. Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie. Natur u. Staat, X. Teil, 480 S., 8 Taf., 114 Fig. Jena.
— u. VOM RATH, O. 1891. Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl., Bd. 11, S. 744—757.
ZIEMANN, H. 1898. Eine Methode der Doppelfärbung bei Flagellaten, Pilzen, Spirillen und Bakterien, sowie bei einigen Amöben. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 24, S. 945—955, Taf. 9.
ZIKES, H. 1912. Die Fixierung und Färbung der Hefen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 31, S. 507—534.
ZIMMERMANN, A. 1887. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. SCHENKs Handbuch der Botanik, Bd. 3, 2. Hälfte, 223 S., 36 Fig. Breslau.
— 1893a. Über die Proteinkrystalloide I. u. II. Beitr. z. Morpholog. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, Bd. 1, S. 54—79, 112—158, Taf. 2 u. 4.
— 1893b. Über die mechanischen Erklärungsversuche der Gestalt und Anordnung der Zellmembranen. Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, Bd. 1, S. 159-181.
— 1893c. Über das Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle, Bd. 2, S. 1—35, Taf. 1—2.
— 1893d. Über das tinktionelle Verhalten der Zellkernkrystalloide. Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. 10, S. 211—219.
— 1893/94. Sammel-Referate aus dem Gebiete der Zellenlehre. I—VIII. Beihefte bot. Centralbl., Bd. 3, S. 206—217, 321—354, 401—436; Bd. 4, S. 81—89.
— 1895. Über die chemische Zusammensetzung des Zellkerns I. Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. 12, S. 458—477, Taf. 2.
— 1896. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Eine kritische Literaturstudie. 188 S., 84 Fig. Jena.
ZIMMERMANN, W. 1921. Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Volvox*. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60, S. 256—294, Taf. 1, 2 Fig.
ZOPF, W. 1884. Die Spaltpilze. SCHENKs Handbuch d. Bot., Bd. 3, 1. Hälfte, S. 1 bis 97, 34 Fig. Breslau.
— 1890. Die Pilze. SCHENKs Handbuch d. Bot., Bd. 4, S. 271—755, 163 Fig. Breslau.
— 1905. Vielkernigkeit großer Flechtensporen. Ber. d. D. Bot. Ges, Bd. 23, S. 121 bis 122, Fig. 1.
ZUKAL, H. 1892. Über den Zellinhalt der Schizophyten. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien. Math. natw. Kl., Abt. I, Bd. 101, S. 301—326, 1 Taf.
— 1894a. Zur Frage über den Zellinhalt der Cyanophyceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12, S. 49—52.
— 1894b. Neue Beobachtungen über einige Cyanophyceen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12, S. 256—266, Taf. 19.
— 1896. Über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien mit besonderer Beziehung auf den Standpunkt BÜTSCHLIs. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14, S. 331-339.
ZWEIGELT, F. 1914. Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 42, S. 265 bis 335, 2 Taf., 7 Fig.
— 1917. Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Aetiologie. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 47, S. 408—535, 32 Fig.

Verzeichnis der fehlenden Abhandlungen

Hier sind alle mir bekannt gewordenen Arbeiten aufgeführt, die ich weder im Original einsehen, noch von denen ich ein genügendes Referat erhalten konnte, von denen ich also lediglich nach dem Titel oder aus einem gelegentlichen Citat annehmen muß, daß sie karyologische Daten enthalten. Publikationen, die nach dem 1. Januar 1921 erschienen sind, habe ich nicht mehr aufgenommen, da eine Vollständigkeit dieser allerneuesten Literaturliste von mir doch noch nicht zu erreichen war.

ADAMS, J. F. 1920. Sexual fusions and development of the sexual organs in the *Peridermiums*. Pennsylv. Agric. Exper. Stat., Bull. 160, S. 31—76.

BESSEY. 1916. The hormone theory of chromosome actions. Ann. rept. Michigan Ac. Sc., vol. 18, S. 53—58.

BEZSSONOFF, N. 1914 b. Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphacées. Bull. Soc. Mycol. France, t. 30, S. 406—414, 4 Taf.

COPPIN, N. G. S. 1912. The effects of Purine derivatives and other organic compounds on growth and cell division in plants. Biochem. Journ., vol. 6, S. 416 bis 421.

EVANS, W. H. 1913. The influence of the carbonates of the rare earths (Cerium, Lanthanium and Yttrium) on growth and cell division in hyacinths. Biochem. Journ., vol. 7, S. 349—355.

HANCE, R. T. 1918 b. Variations in somatic chromosomes. Biol. Bull. 35.

HORNE, A. S. 1915. A contribution to the study of the evolution of the flower, with special reference to the *Hamamelidaceae*, *Caprifoliaceae* and *Cornaceae*. Transact. Linn. Soc. London, Bd. 8.

JENSEN, G. H. 1918. Studies on the morphology of wheat. Washington Agr. Exper. Stat. Bull. 150.

KEENE, W. L. 1919. Studies of zygospore formation in *Phycomyces nitens* KUNZE. Transact. Wisconsin Acad. Sc., Arts and Letters, vol. 19, S. 1196 bis 1219.

KIRKWOOD, J. E. 1910. The life history of *Parthenium* (Guayule). Amer. Revue Trop. Agric., vol. 1, S. 193—205, Taf. 11—13.

KUNKEL, L. O. 1918. Tissue invasion by *Plasmodiophora brassicae*. Journ. agricult. research, vol. 14, S. 543—572, 20 Taf.

LUTMAN, B. F. 1913. Studies on club-root. I. The relation of *Plasmodiophora Brassicae* to its host and the structure and growth of its plasmodium. Bull. Vermont agr. exper. St. Burlington, vol. 175, S. 3—27.

MARCHAL, E. 1920. Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Mem. Acad. roy. Belgique, Cl. d. sc. Sér. 2, t. 4.

MARTIN, J. N. u. YOCUM, L. E. 1919. A study of the pollen and pistils of apples in relation to the germination of the pollen. Proc. Iowa Acad. Sc., vol. 25, S. 391 bis 410, Fig. 163—166.

MILLER, E. C. 1919. Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea Mays* L. Journ. agr. Research, vol. 18, S. 255—266, Taf. 19—32.

NAWASCHIN, S. 1915. Über die Hetero- und Idiochromosomen des pflanzlichen Kernes als die Ursache des Kern-Dimorphismus einiger Pflanzenarten und die Bedeutung des Kern-Dimorphismus beim Prozeß der Artbildung. V. M. Bull. Acad. Impér. Sciences (Russisch).

OLIVE, E. W. 1918. The cytological structure of *Botryorhiza Hippocratea*. Mem. Brookl. bot. Gard., vol. 1, S. 337—341, 1 Taf.

PLANTEFOL. 1915. Le *Crocysporium torulosum* (BONORDEN), forme végétative d'un Champignon Basidiomycète. Diplôme d'étude supér. de Bot. Paris.

SATINA, S. 1919 a. Befruchtung und Entwicklungsgeschichte der *Cubonia brachyasca* MARCH. SACC. (*Lasiobolus brachyascus* MARCH.). Zeitschr. Russ. Bot. Gesellsch., Bd. 4, S. 77—94, 2 Taf.

— 1919 b. Studien über die Entwicklung der Haupt- und Nebenfruchtformen bei *Phacidium repandum* ALB. et SCHW. Zeitschr. Russ. Bot. Gesellsch., Bd. 4, S. 95 bis 104, 1 Taf.

de Smet, E. 1914. Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées. Cellule, vol. 29. S. 335—377, 3 Taf.
Trotter, A. 1917. Osservazioni e ricerche istologiche sopra alcune morfosi vegetali determinate da funghi. Marcellia, t. 15, S. 58—111, 3 Taf., 14 Fig.
Valleau, W. D. 1918. Sterility in the strawberry. Journ. agricult. research., vol. 12.
Woodburn, W. L. 1917. Cytological phenomena connected with spermatogenesis in liverworts and mosses. Transact. Illinois Ac. Sc., vol. 9, S. 138—143.

Folgende, mir durch die Freundlichkeit von Herrn Collegen Němec-Prag übersandten Arbeiten konnte ich in meinem Buche leider gleichfalls nicht berücksichtigen, da sie tschechisch geschrieben sind, keinerlei Résumé in einer „westlichen“ Sprache besitzen und mir auch kein Referat von ihnen zugänglich wurde. Ich bedauere das umsomehr, als nach den Figuren zu urteilen, interessante karyologische Daten darin angegeben sind. Die Übersetzungen der Titel waren in den Separaten vom Autor handschriftlich beigefügt. Auch teilte er mir mit, daß voraussichtlich noch im Jahre 1922 deutsche Übersetzungen der Publikationen erscheinen würden, so daß dann der Inhalt der botanischen Allgemeinheit zugänglich werden könnte.

Es handelt sich um

Němec, B. 1916. Über die Galle von *Eriophyes Thomasi*. Rospr. Česk. Akad. Prag, Roču. 25, Třida II, Čisl. 60, 13 S., 1 Taf., 5 Fig.
— 1917a. Über die Galle von *Eriophyes Padi*. Ibid. Roču. 26, Třida II, Čisl. 1, 12 S., 1 Taf., 11 Fig.
— 1917b. Weitere Berichte über die Eriophyiden-Gallen. Ibid. Roču. 26, Třida II, Čisl. 9, 13 S., 1 Taf., 11 Fig.
— 1921. Über Eriophyiden-Gallen. Ibid. Roču. 30, Třida II, Čisl. 11, 4 S., 6 Fig.

Autorenregister

Sachregister[1]

[1]) Findet man ein unter K oder Z gesuchtes Stichwort nicht, so suche man unter C und umgekehrt.

B

C

F

G

L

M

N

O

P

Q

R

S

T

U

V

W

X

Z

Register der natürlichen Klassen und Familien der Pflanzen,

soweit solche namentlich aufgeführt wurden.

Revision der Anthophyten-Namen[1]

von Prof. Dr. K. FRITSCH (Graz).

Die giltigen Namen sind in *Kursivdruck* wiedergegeben. Sie wurden für Pflanzen der mitteleuropäischen Flora der „Exkursionsflora" von K. FRITSCH (3. Auflage, 1922), sonst zumeist den „Natürlichen Pflanzenfamilien" von ENGLER und PRANTL, teils auch monographischen Arbeiten, in einigen Fällen auch dem „Index Kewensis" entnommen. Binär benannte Formen geringeren Ranges, die unter Umständen auch als eigene Arten aufgefaßt werden könnten, wurden in der Regel nicht aufgenommen, so daß die Gleichstellung in diesem Verzeichnis zumeist glatte Synonymie bedeutet. Eine Anzahl von Namen, namentlich auch solche von gärtnerischen Züchtungen, ist mir unklar geblieben und daher hier nicht aufgenommen worden.

Acer Negundo (S. 563) = *Negundo aceroides* Mnch.
Aeschynanthus (S. 89, 93) = *Trichosporum.*
Aglaonema versicolor (S. 580) = *A. pictum* (Roxb.) Kunth.
Alectorolophus lanceolatus (S. 89) = *A. glacialis* (Personnat) Fritsch.
Alectorolophus minor (S. 89) = *A. crista galli* (L.) M. B.
Aloë Hanburyana (S. 582) = *A. striata* Haw.
Aloë verrucosa (S. 160, 161) = *Gasteria verrucosa* (Mill.) Duval.
Alsine peploides (S. 66) = *Minuartia peploides* (L.) Hiern.
Alyssum argenteum (S. 556) = *A. murale* W. K.
Alyssum saxatile (S. 556) = *A. Arduini* Fritsch.
Amaryllis formosissima (S. 12) = *Sprekelia formosissima* (L.) Herb.
Ananassa (S. 130) = *Ananas.*
Ananassa sativa (S. 105, 722) = *Ananas sativus* Lindl.
Andropogon Nardus (S. 579) = *Cymbopogon nardus* (L.) Rendle.
Andropogon Sorghum (S. 579) = *Sorghum vulgare* Pers.
Anthurium violaceum var. leucocarpum (S. 580) = *A. scandens* (Aubl.) Engl. var. *leucocarpum* (Schott) Engl.
Aquilegia Haenkeana (S. 690) = *A. nigricans* Baumg.
Araucaria brasiliensis (S. 550) = *A. brasiliana* Lamb.
Asclepias Cornuti (S. 570) = *A. syriaca* L.
Asperula montana (S. 364, 573) = *A. cynanchica* L.
Avena byzantina (S. 579) = *A. fatua* L. × *sativa* L.
Beta vulgaris var. perennis (S. 554) = *B. maritima* L.
Bromus mollis (S. 30) = *B. hordeaceus* L.
„Broughonia" (richtig Broughtonia) (S. 510) = *Epidendrum.*
Caelebogyne ilicifolia (S. 250) = *Alchornea ilicifolia* (Sm.) Müll. Arg.

[1]) Vgl. auch Anm. 1 auf S. 403 des I. Bd. dieses Handbuches.
Der Herausgeber.

Camellia (S. 135, 513) = *Thea.*
Camellia japonica (S. 28) = *Thea japonica* (L.) Nois.
Campanula „gemmifera" (richtig gummifera) (S. 90) = *C. sarmatica* Ker.
Campanula grandis (S. 573) = *C. latiloba* DC.
Campanula lamiifolia (S. 90) = *C. alliariaefolia* Willd.
Carex acuta (S. 365, 419, 580) = *C. gracilis* Curt.
Casuarina quadrivalvis (S. 552) = *C. stricta* Ait.
Catalpa syringaefolia (S. 89) = *C. bignonioides* Walt.
Ceramanthus (S. 221) = *Phyllanthus.*
Chlorophytum Sternbergianum (S. 582) = *C. comosum* (Thunbg.) Baker.
„Chrososplenium" (S. 128) = *Chrysosplenium.*
Citrus aurantium subsp. Bajoura (S. 562) = *C. medica* L. subsp. *bajoura* Bonavia.
Clerodendron „Thompsoni" (S. 89) = *C. Thomsonae* Balf.
Convolvulus Soldanella (S. 89) = *Calystegia soldanella* (L.) R. Br.
Cosmidium (S. 134) = *Thelesperma.*
Crepis barbata (S. 576) = *Tolpis barbata* (L.) Gärtn.
Crepis rigida (S. 576) = *C. pannonica* (Jacq.) C. Koch.
Crepis virens (S. 66, 400, 408, 412, 413, 414, 526, 575, 576, 628, 676) = *C. capillaris* (L.) Wallr.
Cytisus Laburnum (S. 691) = *Laburnum anagyroides* Med.
Datura Stramonium var. Tatula (S. 571) = *D. tatula* L.
Dieffenbachia „Daraquiniana" (S. 580) = *D. picta* (Lodd.) Schott var. *Barraquiniana* (Verschaffelt et Lemaire) Engl.
Digitalis grandiflora (S. 89, 92) = *D. ambigua* Murr.
Dolichos melanophthalmum (S. 117) = *Vigna sinensis* Endl.
Dolichos multiflorus (S. 562) = *Dioclea multiflora* (Torr. et Gray) Mohr.
Drosera obovata (S. 68) = *D. longifolia* L. × *rotundifolia* L.
Echeveria Desmetiana (S. 485) = *Cotyledon Desmetiana* (De Smet) Hemsl.
Epilobium angustifolium (S. 657) = *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.
„Epirrhizanthes" (richtig Epirixanthes) (S. 416, 562, 612) = *Salomonia.*
„Epirrhizanthes" cylindrica (S. 562, 616) = *Salomonia cylindrica* (Blume) Kurz.
„Epirrhizanthes" elongata (S. 562) = *Salomonia elongata* (Blume) Kurz.
Erophila (S. 681) = *Draba.*
Euphorbia procera (S. 220, 484, 563) = *E. villosa* W. K.
Euphrasia officinalis (S. 89) = *E. Rostkoviana* Hayne (?).
Fagopyrum esculentum (S. 553, 641, 647) = *F. sagittatum* Gilib.
Ficaria ranunculoides (S. 435, 555) = *Ranunculus ficaria* L.
Goldfussia (S. 160) = *Strobilanthes.*
Gyrostachys (S. 402) = *Spiranthes.*
Hepatica (S. 216, 303) = *Anemone.*
Hieracium boreale (S. 448, 450, 576) = *H. silvestre* Tausch.
Himantoglossum (S. 216) = *Loroglossum.*

Himantoglossum hircinum (S. 73—74, 587) = *Loroglossum hircinum* (L.) Rich.
Hordeum sativum var. distichum (S. 580) = *H. distichon* L.
Hordeum sativum var. vulgare (S. 580, 635) = *H. vulgare* L.
Hosta ovata (S. 582) = *H. coerulea* (Andrews) Tratt.
„Hydrobium" (richtig Hydrobryum) olivaceum (S. 230, 231) = *Podostemon olivaceus* Gardn.
Impatiens pallida (S. 563) = *I. aurea* Muhl.
Ipomoea purpurea (S. 85) = *Pharbitis purpurea* (L.) Voigt.
Laburnum vulgare (S. 561) = *L. anagyroides* Med.
Lactuca muralis (S. 577) = *Cicerbita muralis* (L.) Wallr.
Larix europaea (S. 88, 435, 550) = *L. decidua* Mill.
Lathyrus latifolius (S. 562) = *L. megalanthus* Steud.
Lens esculenta (S. 562, 628) = *L. culinaris* Med.
Lilium „cordatum" (S. 582) = *L. cordifolium* Thunbg.
Limnanthemum nymphaeoides (S. 89) = *Nymphoides peltata* (Gmel.) Ktze.
Limodorum (S. 304) = *Centrosis.*
Linaria Cymbalaria (S. 89) = *Cymbalaria muralis* G. M. Sch.
Lophospermum (S. 75) = *Maurandia.*
Lophospermum scandens (S. 89, 91) = *Maurandia scandens* (Don) Gray.
Lunaria biennis (S. 556) = *L. annua* L.
Lychnis dioica (S. 626) = *Melandryum silvestre* (Schk.) Röhl.
Macropiper „excellens" (S. 146) = *M. excelsum* (Forst.) Miq.
Magnolia obovata (S. 555) = *M. denudata* Lam.
Magnolia Yulan (S. 555) = *M. precia* Corr.
Maranta sanguinea (S. 587) = *Stromanthe sanguinea* (Hook.) Sonder.
Medeola virginica (S. 597) = *M. virginiana* L.
Medicago denticulata (S. 117) = *M. hispida* Gärtn.
Melandryum rubrum (S. 554, 627) = *M. silvestre* (Schk.) Röhl.
Micrampelis lobata (S. 573) = *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray.
Muscari monstrosum (S. 584, 632, 633) = *M. comosum* (L.) Mill. (monstr.).
Nasturtium amphibium (S. 179) = *Roripa amphibia* (L.) Bess.
Nymphaea (S. 130, 318, 402, 416) = *Castalia.*
Nymphaea alba (S. 28, 106, 404, 554, 610) = *Castalia alba* (L.) Wood.
Olea aquifolia (S. 163) = *Osmanthus aquifolium* Sieb.
Orchis fusca (S. 150, 218) = *O. purpurea* Huds.
Ornithogalum stachyoides (S. 31) = *O. narbonense* L.
Paulownia imperialis (S. 89) = *P. tomentosa* (Thbg.) Steud.
Peltandra undulata (S. 581) = *P. virginica* (L.) Kunth.
Pinus austriaca (S. 254) = *P. nigra* Arn.
Pinus Laricio var. austriaca (S. 551) = *P. nigra* Arn.
Pinus Pumilio (S. 461) = *P. montana* Mill.
Plantago cynops (S. 572) = *P. suffruticosa* Lam.
Podocarpus salignus (S. 457, 550) = *P. chilina* Rich.
Poinsettia pulcherrima (S. 221) = *Euphorbia pulcherrima* Willd.
Potentilla rubens (S. 105, 245, 557) = *P. opaca* L.
Potentilla silvestris (S. 557, 616) = *P. erecta* (L.) Hampe.

Potentilla verna (S. 105, 245, 557) = *P. Tabernaemontani* Asch.
Primula officinalis (S. 251, 332, 480, 569) = *P. veris* L.
Prunus „Pissartii" (S. 685) = *P. cerasifera* Ehrh. var. *Pissardi* (Carr.) Koehne.
Pulsatilla (S. 245) = *Anemone*.
Pulsatilla vulgaris (S. 512, 513) = *Anemone pulsatilla* L.
Pyrethrum parthenifolium (S. 221) = *Chrysanthemum praealtum* Vent.
Quercus pedunculata (S. 28, 121) = *Q. robur* L.
Reichardia hispanica (S. 740) = *R. tingitana* (L.) Roth.
„Rhenanthera Maynesii" (S. 32, 513) = *Renanthera Maingayi* Ridley.
Ribes Gordonianum (S. 431, 432, 436, 523, 557) = *R. aureum* Pursh × *sanguineum* Pursh.
Richardia (S. 402, 407, 416) = *Zantedeschia*.
Richardia africana (S. 66) = *Zantedeschia aethiopica* (L.) Spr.
Rivina humilis (S. 88) = *R. laevis* L.
Rosa involuta (S. 561) = *R. spinosissima* L. × *tomentosa* Sm.
Rosa „junzilliana" (S. 561) = *R. Jundzillii* Bess.
Rosa livida (S. 371) = *R. rubrifolia* Vill.
Rosa pimpinellifolia (S. 559) = *R. spinosissima* L.
Rosa pratincola (S. 559) = *R. arkansanoides* Schneid.
Rosa sylvicola (S. 560) = *R. gallica* L. × *micrantha* Sm.
Salomonia (S. 624) = *Polygonatum*.
Salomonia biflora (S. 562, 630) = *Polygonatum biflorum* (Walt.) Elliott [1].
Sarothamnus (S. 509) = *Cytisus*.
Schrankia „mucronata" (S. 505) = *S. uncinata* Willd. (?)
Scilla campanulata (S. 584) = *S. hispanica* Mill.
Scilla maritima (S. 529) = *Urginea maritima* (L.) Bak.
Scopolina atropoides (S. 160, 161) = *Scopolia carniolica* Jacq.
Scrophularia „Scorodosmia" (S. 89) = *S. scorodonia* L.
Serapias pseudocordigera (S. 720) = *S. vomeracea* (Burm.) Briq.
Smilacina bifolia (S. 585) = *Majanthemum bifolium* (L.) Schm. [2].
Specularia speculum (S. 573) = *Legousia speculum* (L.) Fisch.
Stenophragma Thalianum (S. 556) = *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh.
Stizolobium (S. 655, 658, 739, 741) = *Mucuna*.
Stizolobium Deeringianum (S. 675) = *Mucuna Deeringiana* (Bort) Merrill.
Stizolobium hassjoo (S. 675) = *Mucuna hassjoo*.
Stizolobium niveum (S. 675) = *Mucuna nivea* DC.
Stylidium adnatum (S. 90, 91, 92) = *Candollea adnata* (R. Br.) F. Muell.
Syringa chinensis (S. 105, 430, 431, 434, 446, 569, 734, 740) = *S. persica* L. × *vulgaris* L.
Tanacetum vulgare (S. 574, 721) = *Chrysanthemum vulgare* (L.) Bernh.
Tecoma jasminoides (S. 89) = *Pandorea jasminoides* (Lindl.) Schum.

---

[1]) Vgl. Druckfehlerverzeichnis, S. 899. Eine Art *„biflora"* der Polygalaceen-Gattung *Salomonia* dürfte wohl nicht existieren.
[2]) Vielleicht handelt es sich um *Majanthemum canadense* Desf.

Tetraclinis (S. 477) = *Callitris.*
Tradescantia subaspera (S. 581) = *T. virginica* L.
Triticum ovatum (S. 580) = *Aegilops ovata* L.
Triticum sativum (S. 118, 523) = *T. aestivum* L.
Triticum ventricosum (S. 580) = *Aegilops ventricosa* Tausch.
Triticum vulgare (S. 431, 580) = *T. aestivum* L.
Tulipa Celsiana (S. 529, 583) = *T. australis* Lk.
Vigna Catjang (S. 28, 513) = *V. sinensis* Endl.
Vincetoxicum officinale (S. 505) = *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers.
Viola tricolor var. arvensis (S. 564) = *V. arvensis* Murr.
Visiania paniculata (S. 89) = *Ligustrum lucidum* Ait.
Washingtonia robusta (S. 512) = *Pritchardia robusta* (Wendl.) Gentil.
Widdringtonia (S. 203) = *Callitris.*

Verzeichnis der aufgefundenen Druckfehler und sonstigen Unrichtigkeiten

(soweit solche nicht ohne weiteres vom Leser korrigiert werden können).

Seite 3 Zeile 8 v. oben l. SCHMITZ **1879** b (statt **1897** b).
„ 32 „ 21 „ „ „ *Musa sp. Dole* **16,7** μ (statt **13,6** μ); vgl. a. Anmerkung 2 auf S. 590.
„ 39 Zeile 4 v. unten l. CRANNER (statt CRAMER).
„ 46 „ 7 „ „ „ ROSEN **1892** (statt **1893**).
„ 81 „ 29 „ oben „ „ **1892** (statt **1893**).
„ 95 „ 7 „ unten „ CRANNER (statt CRAMMER).
„ 96 „ 28 „ oben „ DAVIS (statt DARVIS).
„ 106 „ 8 „ „ „ TISCHLER 1908 Fig. **56c** (statt **1908c** Fig. 56).
„ 124 „ 9 „ unten „ COOKES (statt COOKS).
„ 131 „ 21 „ oben „ BUSCALIONI **1893** a, b (statt **1913** a, b).
„ 131 „ 29 „ „ „ „ **1893** a, b (statt **1899** a, b).
„ 133 „ 12 „ unten „ HEGELMAIER (statt HEGELMEIER).
„ 138 „ 17 „ „ „ PENISTON (statt PENNISTON).
„ 157 „ 26 „ oben „ JAHN **1904** (statt **1909**).
„ 205 „ 13 „ unten „ PACE (statt PACL).
„ 205 Die beiden Anmerkungen 1 und 2 sind miteinander zu vertauschen.
„ 217 Zeile 11 v. oben l. SMOLÁK **1904** (statt **1909**).
„ 221 „ 4 „ „ DAHLGREN 1915b ist zu streichen.
„ 243 „ 3 „ unten „ SCHMITZ (statt SCHMMITZ).
„ 250 „ 16 „ „ „ LECLERC DU SABLONS (1907) (statt 1907**a**)
„ 300 „ 11 „ „ „ verbogen (statt verborgen).
„ 312 In Anmerkung 1 ist der Passus: „der Name Chromomeren stammt von FOL (1891)“ zu streichen.
„ 331 Zeile 25 v. oben l. S. **96** (statt **46**).
„ 350 „ 3 „ unten „ CRANNER (statt CRAMER).
„ 351 „ 9 „ oben bei CH. E. ALLEN ergänze 1901.
„ 362 „ 2 „ unten „ KAINRADL (statt KAINRADLE).
„ 369 „ 8 „ oben „ **T.** REED (statt **F.** REED).
„ 370 „ 20 „ unten „ N. **L.** GARDNER (statt N. **B.** GARDNER).
„ 402 „ 14 „ „ „ E. **B.** WILSON (statt E. **A.** WILSON).
„ 432 „ 8 „ „ „ *muricatum* (statt *muriatum*).
„ 443 „ 12 „ „ „ *Erigeron* (statt *Eupatorium*).
„ 452 „ 14 „ oben „ **72** u. **36** (statt **36** u. **18**).
„ 452 „ 15 „ „ „ F_1 (statt F_2).
„ 452 „ 16 „ „ „ **haploiden** (statt **diploiden**).
„ 452 „ 23 „ „ „ Sexualzellen bei F_2 (statt vegetative Zellen).

Seite 452 Zeile 31 v. oben l. **36** (statt **18**).
(Zu diesen Veränderungen auf S. 452 vgl. auch Anm. 6 auf S. 570).
„ 452 Zeile 14 v. unten bis Zeile 6 v. unten sind auf S. 453 hinter Zeile 7 v. unten zu versetzen.
„ 458 Zeile 19 v. unten bei TAYLOR ergänze 1920a.
„ 474 „ 1 „ „ bei WOODBURN ergänze 1919.
„ 492 „ 12 „ oben bei BLAKESLEE ergänze 1920.
„ 508 „ 1 „ unten l. HEGELMAIER 18**85** (statt 18**95**).
„ 526 „ 1 „ „ „ SEILER u. **HANIEL** 1921 (statt SEILER 1921).
„ 535 „ 19 „ oben Eine der beiden 4 ist zu streichen.
„ 550 „ 6 „ unten „ 8 **ha**ploide (statt 8 **di**ploide).
„ 556 „ 12 „ „ „ *ceylanica* (statt *ceylania*).
„ 562 „ 19 „ „ bei *Salomonia biflora* handelt es sich nach freundlicher Mitteilung von Herrn Kollegen FRITSCH-Graz um ein Synonym zu *Polygonatum biflorum*. Die Pflanze ist also unter die Liliaceen auf S. 585 zu versetzen; vgl. a. Anm. 1 auf S. 896.
„ 563 Zeile 13 v. unten l. KUIJPER (statt KUYPER).
„ 575 „ 10 „ oben „ *Chrysanthemum segetum* TAHARA **1916** (statt **1915a, 1921**).
„ 601 Zeile 19 v. oben l. Seite **547** (statt **601**).
„ 604 „ 16 „ unten „ NACHTSHEIM **1921a** (statt **1921**).
„ 606 „ 9 „ oben „ BLAKESLEE 1921a, **d** (statt 1921a, **b**).
„ 630 „ 2 „ unten „ Liliacee *Polygonatum biflorum* (statt Polygalacee *Salomonia biflora*).
„ 634 Zeile 8 v. oben l. Miß LUTZ **1916** (statt **1916a**).
„ 650 „ 16 „ „ hinter „vor kurzem“ ergänze (J. REINKE 1921).
„ 669 „ 22 „ „ l. **3**00 (statt **1**00).
„ 711 „ 14 „ unten „ ***S**ynechocystis* (statt ***C**ynechocystis*).
„ 740 „ 2 „ oben „ **B**erberidacee (statt **P**erberidacee).
„ 743 Über den Worten „zu Seite 684“ ist einzufügen: 10. Degeneration und Resorption des Zellkerns.
„ 755 Zeile 19 v. unten l. BROTHERTON (statt BROTHERSTON).
„ 804 hinter **LEITGEB** schalte ein:
LEMOINE, E. 1900. Hybrids between the common lilac and the laciniate Persian lilac. Journ. of the royal Hortic. Soc., vol. 24. Hybrid Conf. Rept., S. 299–311, Fig. 112—121.
„ 827 Zeile 5 v. oben REED **T.** 1914 (nicht REED **H. S.** 1914).

